

EVOLUCIÓN

VOLUMEN 6 (2) 2011



PENSANDO DESDE LA EVOLUCIÓN, por A. MOYA — 3

ARTÍCULOS:

MARTÍNEZ GONZÁLEZ, L. E.

Recepción de Darwin y el darwinismo en la comunidad científica de Matanzas, Cuba — 5

MORENO, J.

Constricciones adaptativas: sobre un estudio adaptacionista de patrones conservados— 11

SALAS, N. e ITURBE, U.

Evolución: la síntesis inacabada — 21

SUAY BELENGUER, J. M.

Una posible aplicación de la teoría de conjuntos difusos a la taxonomía biológica — 29

GÓMEZ CASTANEDO, A.

La paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo*. I. Desde la antigüedad a la edad moderna— 45

NOTICIAS:

I Curso Nacional de Evolución. Selección Sexual — 57

NORMAS DE PUBLICACIÓN — 59



Editores de eVOLUCIÓN

José Martín y Pilar López

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: Andrés Moya
Vicepresidente: Santiago Merino
Secretario: Hernán Dopazo
Tesorero: Rosario Gil
Vocales: Josabel Belliure
Jose Enrique Campillo
Laureano Castro
Jordi García
Arcadi Navarro
Antonio Rosas

eVOLUCIÓN es la revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

eVOLUCIÓN no tiene necesariamente que compartir todas las ideas y opiniones vertidas por los autores en sus artículos.

© 2011 SESBE

ISSN 1989-046X

Quedan reservados los derechos de la propiedad intelectual.

Cualquier utilización de los contenidos de esta revista deberá ser solicitada previamente a la SESBE.



Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Facultad de Ciencias
Universidad de Granada
18071 Granada

<http://www.sesbe.org>

e-mail: sesbe@sesbe.org

Para enviar artículos a eVOLUCIÓN:

José Martín y Pilar López
Dep. Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
CSIC
José Gutiérrez Abascal 2
28006 Madrid

jose.martin@mncn.csic.es
pilar.lopez@mncn.csic.es

¡¡LA eVOLUCIÓN DE CONGRESO!!

Cuando faltan menos de dos meses para que se celebre el Tercer Congreso de la SESBE en Madrid, aprovechamos para sacar un nuevo número de eVOLUCIÓN que aporte más temas para discutir en el congreso. Los editores de esta revista, como parte también de la organización del congreso, esperamos veros a todos por allí, para poder conocernos en persona y que nos aportéis vuestras ideas para mejorar la revista. Os animamos también a que consideréis eVOLUCIÓN como un foro adecuado donde publicar vuestras comunicaciones del congreso (ya hay más de 130), en especial aquellas de carácter más divulgativo o sintético.

Empezamos este nuevo número con la carta habitual a los socios del presidente de la SESBE (*Andrés Moya*), donde nos hace, en sus propias palabras "un resumen, muy positivo por cierto, del buen estado de la SESBE". Además, presentamos varios artículos que tratan sobre: 1) la reacción de la comunidad científica de Cuba a la llegada de las ideas de Darwin en la segunda mitad del siglo XIX; 2) Una crítica del mal uso de las "constricciones adaptativas" y las "mal-adaptaciones" por los detractores de la importancia evolutiva de la selección natural; 3) una visión de los avatares históricos de la "teoría sintética de la evolución (la nueva síntesis)"; 4) la aplicación potencial de la teoría matemática de "conjuntos difusos" a la taxonomía biológica; y 5) la primera parte de un repaso de la historia de las ideas en relación con el origen de los seres humanos.

Como parte de sus objetivos, la SESBE se ha propuesto realizar anualmente un curso monográfico de Evolución sobre un área concreta de investigación. Y así, nos alegra anunciar e incluir en este número de la revista la información sobre la próxima celebración del **I Curso Nacional de Evolución**, con el tema monográfico este año de "La Selección Sexual", para el que contamos con los mejores expertos en este tema como profesores. El plazo de inscripción está ya abierto, y "hay oferta" si os habéis apuntado también al congreso de la SESBE, al que está asociado el curso. Os animamos desde aquí a apuntaros.

Acabamos dando las gracias de nuevo a los autores y lectores de eVOLUCIÓN por su interés y su contribución a la difusión de las ideas evolutivas. Confiamos en que esto vaya a más y os invitamos a que sigáis mandando vuestros artículos a eVOLUCIÓN.

Nos vemos en noviembre, en Madrid, en el Congreso.

José Martín y Pilar López
Editores de eVOLUCIÓN

Pensando desde la evolución

Estimados lectores:

La Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE) se está convirtiendo en el foro donde se presenta buena parte de la investigación en biología evolutiva en nuestro país. Existen otras sociedades nacionales que acogen biología evolutiva más sectorial, pero la SESBE pretende ser, como digo, un lugar de encuentro donde se crucen las diferentes especialidades, donde los métodos, los conceptos, las teorías, las especies o las comunidades que son objeto de investigación por parte de unos lleguen a otros.

El **congreso bianual de la SESBE**, que este año se llevará a cabo del 21 al 25 de Noviembre en Madrid, organizado por el Museo Nacional de Ciencias Naturales del CSIC, está teniendo una excelente acogida. El congreso tiene el mandato de la junta directiva de promover unas sesiones donde se presenten resultados con perspectiva y donde las explicaciones de los ponentes sean suficientemente claras e introductorias como para que cualquier profesional, más o menos ajeno a un campo determinado, sea capaz de entender y beneficiarse de lo que se está presentando. En el momento de escribir este editorial, el presidente del Congreso, y vicepresidente de la SESBE, el Dr. Santiago Merino, me informa que han recibido alrededor de ciento treinta comunicaciones.

El **número de socios** de la SESBE, ya regularizado el pago de las cuotas de años anteriores y las del año en curso, es del orden de los cuatrocientos cincuenta, todo un record para una sociedad tan joven como la nuestra. Y es que cuando se explora un tanto la investigación en biología evolutiva que se lleva a cabo en nuestro país, en las universidades y centros de investigación, llegamos a la conclusión de que la SESBE puede llegar a ser una sociedad nacional bien numerosa. Si a ello añadimos el interés que la Evolución despierta



Andrés Moya, Presidente de la SESBE

en la Sociedad, y la llamada que se nos hace desde muy diferentes ámbitos para introducir el pensamiento evolutivo, entonces bien podemos pensar en una SESBE no solo como mera sociedad científica, sino con una vocación formadora y social. En efecto, en la SESBE, por medio de su magnífica **web**, particularmente a través de los tres foros de discusión que se han creado, así como la revista electrónica de la Sociedad (eVOLUCIÓN), pretendemos llevar el pensamiento evolutivo al mayor número posible de ciudadanos y estamentos sociales. La SESBE considera de particular relevancia la elaboración de **recursos formativos en Evolución Biológica** para la educación primaria y secundaria. Finalmente indicar el éxito que está teniendo la **colección de divulgación** de la Evolución Biológica, de cuya publicación se encarga la editorial Síntesis. Este año ha salido el volumen tercero, y tenemos concertados con los autores correspondientes tres títulos más para los próximos años.

Sin otro particular, recibid un cordial saludo.

Andrés Moya
Presidente de la SESBE



Cómo hacerse miembro de la SESBE...

Para hacerse miembro de la Sociedad Española de Biología Evolutiva hay que realizar 3 trámites muy sencillos

- Crear una cuenta nueva en la base de datos de la web de la SESBE (www.sesbe.org) completando los datos personales (como mínimo los campos obligatorios).
- Realizar el pago de la cuota anual de 10 ó 20 euros (según sea miembro estudiante u ordinario) en la siguiente cuenta corriente de **Bancaja**:

Número de cuenta: 2077 2009 21 1100743151
Código IBAN: IBAN ES32 2077 2009 2111 0074 3151
Código BIC (SWIFT): CVALESVVXXX

- Remitir el comprobante de pago bancario junto con los datos personales por fax, correo postal o electrónico (escaneado-pdf) a la tesorería de la SESBE:

Prof. María Rosario Gil García
Professora Titular de Genètica
Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biología Evolutiva,
Parc Científic de la Universitat de València
C/ Catedrático Agustín Escardino, 9
46980 Paterna (València)

Dirección Postal: Apartat Oficial 22085. 46071 València
e-mail tesoreria: tesoreria@sesbe.org
Fax: +34 96 354 3670

- Una vez completados los tres trámites, la tesorera se pondrá en contacto con el nuevo socio para comunicarle que el proceso se ha realizado con éxito, activará su cuenta y le dará la bienvenida en nombre de la Junta Directiva.

Recepción de Darwin y el Darwinismo en la comunidad científica de Matanzas, Cuba

Luis Ernesto Martínez González

Depto. Ciencias Naturales. Universidad de Ciencias Pedagógicas de Matanzas, Cuba.
E-mail: luisernestomg@yahoo.es

RESUMEN

En la segunda mitad del siglo XIX se produjo en Cuba la recepción de las ideas de Charles Darwin sobre la evolución de las especies. La comunidad científica existente en la actual provincia de Matanzas tuvo un papel relevante en este proceso. Se destacaron en tal sentido científicos relevantes y publicaciones valiosas que señalaron la trascendencia del darwinismo como teoría revolucionaria para el estudio de la naturaleza. Para su consulta se incluyen dos de estos documentos. *eVOLUCIÓN* 6(2): 5-9 (2011).

Palabras Clave: Charles Darwin, Darwinismo, Recepción, Comunidad científica, Matanzas, Cuba.

ABSTRACT

In the second half of the XIX century occurred in Cuba receiving the ideas of Charles Darwin on the evolution of species. Existing scientific community in the province of Matanzas had a role in this process. In this regard were highlighted relevant scientific and valuable publications that noted the importance of Darwinism as a revolutionary theory for the study of nature. For your reference are two of these documents. *eVOLUCIÓN* 6(2): 5-9 (2011).

Key Words: Charles Darwin, José Martí, Darwinism, Reception, Scientific Community, Matanzas, Cuba.

En la segunda mitad del siglo XIX, la región que hoy abarca la provincia cubana de Matanzas poseía una comunidad científica definida y activa. La misma se organizó de forma institucional en 1864, con la fundación de la Sección de Ciencias Físicas, Naturales y Matemáticas del Liceo de Matanzas. Aquí se agruparon naturalistas, médicos y educadores radicados en el territorio, aunque también tuvo un buen número de corresponsales en otras ciudades de Cuba, Estados Unidos y Europa.

Una de las características más significativas de esta comunidad científica fue poseer un alto nivel de información de las principales novedades de la ciencia y la tecnología en el mundo. En ello influyeron, además de los corresponsales ya mencionados, los viajes y estudios realizados en el extranjero por sus miembros, la recepción de literatura científica y las relaciones con científicos de varios países.

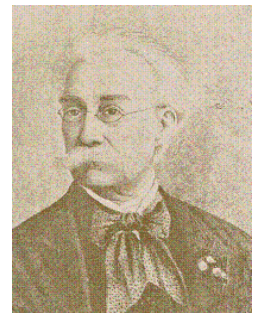
Esto permitió que en la década de los años 1860 fuera recepcionada en la Atenas de Cuba, sobrenombre que recibió la ciudad por su desarrollo cultural, la teoría de la selección natural de las especies. Dada a conocer por el naturalista inglés Charles Darwin (1809-1882) en 1859, esta fue considerada rápidamente una revolucionaria concepción sobre el desarrollo de la naturaleza concebida hasta esa fecha.

En Matanzas se conocía la figura de Darwin desde 1865, pero no hay evidencias de algún análisis crítico sobre sus postulados. Ese año, el joven médico y botánico Manuel Presas (1845-1874) citó al científico inglés en la serie de artículos *Revista Científica e Industrial*, que publicó en el diario *Aurora del Yumurí*. Es significativo que esto ocurriera seis años después de haber publicado su obra mayor *El Origen de las Especies* (1859) y tres años antes de la primera discusión pública sobre el tema en la isla, celebrada en la Real Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de La Habana.

Un año después de esta primera referencia, el botánico Sebastián A. de Morales (1823-1900), director de la Sección de Ciencias, mencionó a Darwin en dos oportunidades. La primera en su *Prólogo al Anuario* de esta institución, donde señaló que el hombre investiga para:

“...ennoblecen su cerebro, olimpo santificado de su inteligencia, con las divinas revelaciones de Linneo, de Cuvier, de Herchel, de Owen, de Darwin, de Newton, y de otros tantos sabios...” (Morales 1866).

Más adelante, en la revista *Liceo de Matanzas*, Morales publicó su artículo *Museo del Liceo*, en el cual se refirió de forma similar a Darwin,



Sebastián A. de Morales (1823-1900)

cuando destacó que la ciencia "...patentiza al hombre que no muy lejos de él está el hombre de la piel de ébano que habita las regiones incultas del África, y el gorila, que como él mismo, posee 8 huesos carpianos, y casi igual los pies. Hablamos, pues, de esa llama que iluminó los cerebros de Aristóteles, de Linneo, de Cuvier, de Geoffroy, de Blumembach, de Owen, de Darwin y de tantos otros ilustres apóstoles de la Naturaleza." (Morales 1866)

Sobre esta segunda cita hay que destacar que aún Darwin no había publicado su obra *El Origen del Hombre*, aparecida en 1871, donde sostuvo la presencia de monos antropoides en la ascendencia evolutiva del ser humano, y ya en Matanzas esa idea se sugiere. Ambos párrafos tienen un mismo denominador, Darwin es considerado un "sabio" y "apóstol de la naturaleza", junto a una serie de personalidades de la historia de la ciencia, de variado mérito y disímiles criterios filosóficos.

Aunque en los variados trabajos científicos que desarrolló la Sección no aparece una declaración explícita de aceptación de la teoría de la selección natural, hay que señalar que sus miembros más destacados reconocían la presencia de adaptaciones como respuesta a las condiciones ambientales. En 1866 Manuel Presas publicó su trabajo *Metamorfosis Vegetal. Una Rosa Verde* (Presas 1866), donde denominó como "mutaciones" los cambios en los colores de las flores, varias décadas antes de que Hugo de Vries (1848-1935) llamara de esa forma las variaciones hereditarias en *Die Mutationstheorie* (1901).

Después de la primera guerra independentista de 1868 a 1878, etapa en la cual desapareció la Sección de Ciencias del Liceo de Matanzas, la teoría de Darwin fue objeto de profundos estudios y fuertes debates en Cuba. Sobresalieron en este sentido los realizados en 1879 por el Liceo de Guanabacoa, en La Habana, donde tuvieron una destacada participación los intelectuales matanceros José A. Cortina (1853-1884) y Agustín W. Reyes (1842-1890).

Lo mismo sucedió en Matanzas, aunque sin un debate público, con la publicación del ensayo *Breve Exposición del Darwinismo*, que vio la luz en la revista *El Club de Matanzas* el 16 de mayo de 1880. Su autor, el entonces muy joven Carlos de la Torre y Huerta (1858-1950), años después sería reconocido como un malacólogo de fama mundial.

Este trabajo fue uno de los más lúcidos y esclarecedores publicados en América Latina sobre Darwin y su obra en el siglo XIX. Reconoció el aporte del sabio inglés al desarrollo de las ciencias naturales, destacó sus obras fundamentales, valoró el aporte de ciencias auxiliares como la geología y mencionó los más importantes

defensores del darwinismo en el mundo científico de la época. Incluso, se propuso continuar escribiendo sobre el tema para contribuir, según expresó, "...a la propagación de tan atrevida como trascendental doctrina." (De la Torre 1880)

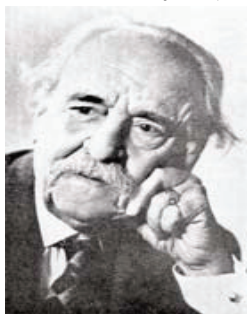
Dos años después, en 1882, al ocurrir la muerte de Darwin, en Matanzas se daría otra muestra de reconocimiento a su vida y obra. A propósito del luctuoso hecho la revista *El Club de Matanzas* publicó el 16 de junio un artículo titulado *Carlos Darwin*, donde se le calificó como un "...fisiólogo insigne que es moderna gloria de Inglaterra..." (E.H.A. 1882) Vale destacar que este fue el único escrito que apareció en la prensa cubana sobre su muerte, que su autor es una incógnita y que no es posible conocer el texto de forma íntegra por estar mutilado el ejemplar de la revista en que apareció.

Otro dato interesante digno de ser citado es que en 1889 la biblioteca del Liceo de Matanzas contaba entre sus fondos un ejemplar de una edición española de *El Origen de las Especies*. Este dato permite afirmar que desde este momento y hasta los inicios del siglo XX, varios científicos matanceros se apoyarían en la obra de Darwin como sustento de sus investigaciones.

Se destacaron entre ellas las de Carlos de la Torre, quien resaltó a Darwin en su *Bosquejo Histórico de los Progresos Realizados por la Filosofía Natural en el Presente Siglo* (1885). Además, se sustentó en las ideas darwinistas para escribir su tesis sobre *Distribución Geográfica de la Fauna Malacológica Terrestre de la Isla de Cuba* (1883) y para disertar sobre las *Consideraciones Anatómicas acerca del Manjuarí* (1889), *La Evolución del Reino Animal* (1904) o la historia del evolucionismo en *La Estatua de Lamarck* (1907).

Otro matancero, el zoólogo José I. Torralbas (1842-1903), contribuyó a la definitiva consolidación del darwinismo en la Universidad de La Habana con su tesis de grado acerca de *Los Insectos y la Selección Natural en las Plantas* (1890). No obstante, sus incursiones en la evolución humana no fueron muy felices, tal y como lo demuestran sus trabajos *Los Grupos Satos en las Razas Humanas* (1893) y *La Evolución y los Aryas* (1896). También publicó *La Evolución del Darwinismo* (1894) y *Haeckel y el Origen del Hombre* (1904).

Ambos científicos formaron parte de la Sociedad Antropológica de la Isla de Cuba, institución fundada en 1877, que fuera favorable desde sus inicios a Darwin y su teoría. Un debate sobre la misma, realizado en 1887, tuvo como objetivo presentar hechos en su favor y "...en honor a Darwin." (Rivero 1966). La conferencia inicial fue de Carlos de la Torre, quien fundamentó sus criterios al exponer: "...la aclimatación se impone, que es un caso particular de la adaptación; y, la doctrina de Darwin con numerosos datos apoya la verdad de este



Carlos de la Torre y Huerta (1858-1950)

pensamiento.” (Rivero 1966). En estas discusiones también intervino el médico matancero Juan Santos Fernández (1847-1922).



Oscar Amoedo Valdés
(1863-1945)

Más adelante y también en el ámbito de la Universidad de La Habana, el también hijo de Matanzas, Santiago de la Huerta (1870-1941) escribió, apoyado en las ideas de Darwin, su *Estudio Comparativo de los Colaptes Antillanos y Norte-Americanos* (1896). Otros estudios importantes, en este caso en Francia, los realizó Oscar Amoedo (1863-1945) sobre los dientes del *Pithecanthropus erectus*, los cuales consolidaron su reputación como una figura de la odontología universal.

Otros ejemplos relacionados con la aceptación del darwinismo en Matanzas datan de los inicios de siglo XX: el artículo *Haeckel y su Siglo* (1901) de Nicolás Heredia (1855-1901), el texto *Ciencias Naturales* (1902) de Eduardo Díaz (1854-1911), el libro *Evolución Superorgánica (La Naturaleza y el Problema Social)* (1905) de Enrique Lluria (1863-1925), las *Notas Antropológicas sobre el Génesis del Hombre y las Sociedades* (1915) de Filomeno Rodríguez (1880-1951) y la conferencia *El Hombre Fósil y el Arte Cuaternario* (1917), de José I. del Corral (1882-1946).

Los ejemplos mencionados demuestran que, desde mediados del siglo XIX, la comunidad científica matancera conoció, aceptó, divulgó y defendió los postulados fundamentales del darwinismo como teoría científica, así como resaltó la figura de su creador, Charles Darwin. Desde esta localidad se contribuyó de forma destacada a la recepción de sus postulados en Cuba, con trabajos de un alto valor científico, un elevado espíritu de superación y una preocupación por recepcionar creadoramente los avances de la ciencia universal.

Dos documentos sobre la recepción de Darwin y el Darwinismo en Matanzas, Cuba

BREVE EXPOSICIÓN DEL DARWINISMO

El Club de Matanzas. No. 12. Matanzas, 16 mayo 1880. pp. 90-91.

Por Carlos de la Torre y Huerta

El desarrollo rápido y considerable que han alcanzado las ciencias naturales en estos últimos años, su intervención en las cuestiones filosóficas y el triunfo obtenido por las teorías naturalistas –sólidamente basadas en la observación y en la irresistible lógica de los hechos– sobre las doctrinas espiritualistas– meros ideales forjados por la imaginación y sostenidos por el charlatanismo

ininteligibles de los filósofos escolásticos– se deben indudablemente, más que nada, a la agitación científica ocasionada por la aparición de las obras del sabio naturalista inglés Carlos Darwin, y por la propagación, en Alemania, de las nuevas doctrinas de la evolución y del transformismo por el no menos eminente y profundo pensador de la doctrina Ernesto Haeckel.

En 1859 dio a conocer Darwin ‘El origen de las especies’, obra en que presenta condensadas sus ideas acerca del origen y desaparición de los seres organizados; y en la que, estudiando los resultados de la selección artificial y observando los fenómenos de la lucha por la vida y de la selección sexual, concibe las leyes de la selección natural y formula las bases de la teoría de la descendencia humana que acaba de echar por tierra el dogma de la creación momentánea del hombre perfecto en lo físico y en posesión absoluta de todas sus facultades morales e intelectuales.

Ya la Geología se había encargado de desmentir los errores reinantes acerca de la antigüedad y formación del globo, y ya también los progresos de la Antropología y de la Arqueología geológica habían demostrado el desarrollo lento y progresivo de la inteligencia humana, grabado con rasgos indelebles en los sílex labrados de la edad de piedra y en las toscas esculturas de las astas del renífero primitivo. Pero quedaba aún por resolver una infinidad de problemas que no habían podido ser explicados de manera satisfactoria; la inteligencia se resistía a admitir una creación múltiple y completa; la Paleontología adquiriría todo su carácter de ciencia empírica y estaba llamada a representar un papel –el más importante– en los graves conflictos que necesariamente se había de suscitar; los fósiles no podían ser considerados ya como simples caprichos de la naturaleza, aquellos restos pertenecían a seres preexistentes y era necesario averiguar las causas que los habían hecho desaparecer; por otra parte, lo variado y lo particular de aquellas formas –en las que frecuentemente se ven reunidos caracteres pertenecientes a grupos del todo distintos– hacían pensar en la relación que pudieran tener con las especies vivas, de cuya estabilidad se había empeñado a dudar en vista de las variedades y transiciones notables que presentan.

Darwin recopiló y estudió concienzudamente todo lo que hasta entonces se había escrito sobre el particular, emprendió por su parte minuciosas indagaciones y contrastando aquellas ideas con las suyas propias, presentó su teoría que, no solo respondía a todas las exigencias de la época, sino que formulaba otras nuevas y más interesantes cuestiones que han ocupado y ocupan la atención de las eminencias europeas y americanas.

Desde entonces se vio continuamente acrecida la bibliografía científica; además de la obra

mencionada escribió Darwin: ‘La descendencia del hombre y la selección sexual’, ‘De la variación de los animales y las plantas por la domesticidad’, ‘Las plantas trepadoras’, ‘Las plantas insectívoras’ y otras muchas –a cual más interesantes- traducidas todas al francés, al alemán y algunas al castellano. Con los trabajos de Darwin compiten, por su excelencia, ‘La historia de la creación’, ‘La antropogenia’ y ‘La morfología general de los organismos’, en cuyas obras da Haeckel una importancia tal a la doctrina filosófica de la evolución, que pronto sus principios fundamentales habrían de ser aplicados admirablemente en la patria de Goethe a las ciencias morales y filosóficas, políticas y fisiológicas por Buchner, Schmidt, Hooker, Müller, Wundt y Virchow, como ya lo habían sido en Inglaterra, en donde tanto se habían distinguido Lille, Huxley y el autor de ‘Los primeros principios’, el inmortal Herbert Spencer.

La propagación de una doctrina que de tal manera se imponía, no podía menos que encontrar obstinados adversarios animados y sostenidos por el fanatismo y la ignorancia –que desgraciadamente se encuentran todavía demasiado extendidos entre nosotros. Pero esta lucha no podía ser muy tenaz; a los gloriosos triunfos obtenidos en diversas épocas por la Astronomía, la Geología y la Antropología sobre los dogmas ortodoxos, debían unirse los que ahora alcanzaban los principios naturalistas sobre los espiritualistas; el golpe era mortal, y careciendo estos últimos, de hechos, –únicos argumentos posibles en ciencias reales y no las hipótesis apelan a las consecuencias morales de la doctrina para combatir las verdades conquistadas por la ciencia a costa de grandes sacrificios, de profundos estudios y de una constante y detenida observación de la naturaleza.

Las ciencias experimentales y empíricas indagan la verdad en absoluto y no se detienen a considerar el orden moral, porque en la naturaleza no existen para los hombres, sino que éstos –lo mismo que todos los demás seres que constituyen- conspiran necesariamente al mismo fin, que es la prosecución de sus leyes inmutables.

Ahora bien, si se objeta que el naturalismo o materialismo científico se opone a la moral, o que, conduce al hombre por sendas extraviadas, se contestará que los más acérrimos defensores y partidarios de semejantes principios –sabios y personas ilustradas en su mayoría- no son criminales ni monstruos desprovistos de todo sentimiento, ellos conocen –mejor que nadie- la necesidad absoluta del orden moral para la subsistencia de la sociedad; y el que pueda haber algún insensato que pretenda deducir consecuencias erróneas de estas doctrinas, no es un motivo para que se las condene, porque en este caso se contestaría como Reclam a Wagner: “Admitido este principio, tendríamos que prohibir las cerillas químicas porque pueden producir un incendio, las

locomotoras por las desgracias que ocasionan, y las casas de muchos pisos a fin de que nadie caiga de los balcones.”

Terminamos aquí esta introducción y aplazamos para el próximo número dar una noticia sucinta de los antecedentes del Darwinismo, es decir, de los trabajos más notables anteriores a la teoría de la evolución biológica y que pueden considerarse como sus legítimos predecesores.

No intentamos emprender un examen crítico de las obras de Darwin, ni la defensa de sus conclusiones –nos reconocemos completamente incapaces de semejante obra- tan solo nos limitaremos a exponer los fundamentos de la teoría tal como la presentó su autor, para contribuir, aunque en pequeño, a la propagación de tan atrevida como trascendental doctrina.

Amantes decididos de las ciencias, y conocedores de la necesidad de una asociación de este género, deseáramos ver renacer aquel entusiasmo que a tan alto puesto llevó al Liceo, y no tardaríamos en crear la ya intentada ‘Sección de Ciencias’, aprovechando las ventajas que nos proporciona para ello este Instituto.

Carlos de la Torre y Huerta

CARLOS DARWIN

El Club de Matanzas. No.11. Matanzas, 16 junio 1882. p. 88.

El 20 de abril falleció en Londres el fisiólogo insigne que es moderna gloria de Inglaterra y objeto de raras, profundas controversias. El darwinismo, que así se llama su sistema, se funda, principalmente, en que los accidentes de la herencia, del medium y del desarrollo producen en la especie, vegetal o animal, variaciones que tienden a propagarse y fijarse por la generación. Esas variaciones, entrañando diferentes aptitudes, decirse puede de vitalidad, se traducen por la derrota o la victoria en el gran combate de la vida. De este modo se procrea una selección natural: la muerte de los débiles, la sobrevivencia de los fuertes. La variedad así producida, triunfante, fijada por la herencia, acaba por constituir nueva especie, por lo que se pueden representar todas las actuales como derivadas, por variaciones sucesivas, de un pequeño número de tipos y remontarse de esta suerte hasta la unidad primitiva de la materia orgánica y de la vida.

“Mas la teoría del instinto, dice un colega francés, la teoría darwiniana del instinto ¿no es tan fecunda para la sicología como el transformismo lo ha sido para las ciencias naturales?” Desde el momento en que el instinto deja de ser una palabra vaga con la cual se satisface la ignorancia desde el momento en que se le tiene por un hábito, transmitido por la herencia bajo la forma de movimiento espontáneo, irreflexivo, inconsciente, es difícil no extender el beneficio

de esta aplicación al sentimiento moral. Los filósofos que consideran este movimiento facultad especial del hombre, elemento de su naturaleza superior y hecho irreductible de su constitución espiritual, Kant y otros con él, pudieran tener razón. Les ha faltado remontarse por encima de la espontaneidad moral al origen de esta emoción; les ha faltado confesar que todo tiene una causa, las ideas en apariencia fundamentales cual todo lo demás. ¡Qué teoría! ¡El hombre, la sociedad, el mundo intelectual, el mundo moral saliendo de la célula primitiva!

.....
.....

¿Qué es el alma? Para Demócrito el fuego, para los estoicos una sustancia aérea, para otros una...”

[Falta el resto por estar mutilado el ejemplar de la revista. Su autor es E. H. A., según el sumario que aparece en portada]

REFERENCIAS

- E.H.A. 1882. Carlos Darwin. p. 88. *En: El Club de Matanzas.*
- Morales, S. A. de. 1866. Museo del Liceo. pp. 7-8. *En: Liceo de Matanzas.*
- Morales, S. A. de. 1866. Prólogo. *En: Anuario de la Sección de Ciencias Físicas y Naturales del Liceo de Matanzas.* I: ix-x.
- Presas, M. 1865. Revista científica e industrial. p. 3. *En: Aurora del Yumuri.* Matanzas.
- Presas, M. 1866. Metamorfosis vegetal. Una rosa verde. *En: Anuario de la Sección de Ciencias Físicas y Naturales del Liceo de Matanzas.* I: 147-150.
- Rivero de la Calle M. 1966. *Actas de la Sociedad Antropológica de la Isla de Cuba.* Comisión Nacional Cubana de la UNESCO. La Habana.
- Torre, C. de la. 1880. Breve exposición del darwinismo. pp. 90-91. *En: El Club de Matanzas.*

Información del Autor

Luis Ernesto Martínez González es profesor de Ciencias Biológicas (1994) e Historia (1999) y Doctor en Ciencias Pedagógicas (2008). Especialista en historia de la Biología, ha desarrollado investigaciones sobre varios científicos cubanos, el pensamiento científico de José Martí y la historia local de la ciencia en la provincia de Matanzas, Cuba. Ha publicado artículos sobre estos temas en revistas nacionales. Su libro *El Autodidactismo en José Martí* se encuentra en proceso de edición.

Constricciones adaptativas: sobre un estudio adaptacionista de patrones conservados

Juan Moreno

Depto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

eVOLUCIÓN 6(2): 11-19 (2011).

Los detractores de la importancia evolutiva de la selección natural suelen plantear numerosas evidencias de mal-adaptación en la naturaleza partiendo de la base de que la selección natural debe conducir necesariamente a máximos de aptitud o eficacia biológica establecidos por ellos mismos en base a los conocimientos todavía escasos y confusos que tenemos sobre el funcionamiento de la mayoría de los organismos que pueblan la Tierra. La versión más popular de esta argumentación se podría llamar “spandrelismo” (traducción del inglés “spandrelism” en por ej. Pigliucci y Kaplan 2000), y basado en el famoso trabajo de Gould y Lewontin (1979) sobre las pechinas de la catedral veneciana de San Marcos. Gould y Lewontin se dejaban llevar en dicho trabajo por la retórica y acababan proponiendo todo tipo de constricciones estructurales y del desarrollo como explicaciones reales de los que los “panglosianos” ilusamente consideraban adaptaciones. Parece que el propio Dr. Pangloss de la obra “Candide” de Voltaire, como hazme-reír utilizado por los “spandrelistas”, no era un adaptacionista consistente sino que apelaba en ocasiones a las mismas razones históricas y accidentales para explicar ciertos fenómenos que Gould y Lewontin (Queller 1995). Aparentemente es tan fácil inventar historietas adaptativas como cuentos sobre limitaciones del pasado e inesperados accidentes. Además las propuestas “spandrelistas” presentadas en el artículo eran en ocasiones tan especulativas y vagas como algunos argumentos adaptacionistas criticados en él, y en ningún momento los autores del trabajo explicaban por qué unos rasgos parecían más constreñidos por los patrones de desarrollo y los planes de construcción y otros menos. Es decir, no se abordaba la necesidad de estudiar la variabilidad evidente en la aparente limitación de las pautas evolutivas de ciertos rasgos. Por ejemplo, si la aparición de pezones no funcionales en los machos de mamíferos es supuestamente producto de una restricción del desarrollo, por qué no estudiar la existencia de pezones y su mayor o menor desarrollo en toda la filogenia de los mamíferos para comprobar el aserto? ¿O por qué por ejemplo los perezosos y sirénidos se han escapado de la restricción en el número de vértebras que opera sobre el resto de los

mamíferos? Las excepciones revelan la acción de la selección manteniendo las apariencias de universalidad inevitable. ¿Por qué parece bastar con cualquier especulación morfológico-estructural para explicar supuestas mal-adaptaciones?

Stephen Gould también se caracterizó por confundir una y otra vez causas mecánicas o próximas (el “cómo”) con causas funcionales o últimas (el “por qué”) (Alcock 1998), con ejemplos tan llamativos como los debates que abrió en torno a la masculinización de los genitales femeninos de las hienas (Gould 1981) (Fig. 1) o la existencia del orgasmo femenino humano (Gould 1987). Si las hienas deben parir a través de un excepcionalmente largo conducto y además utilizan sus pseudopenes como señales de dominancia social, no puede ser que ello se deba a los elevados niveles de testosterona a la que están expuestas las crías puesto que la acción hormonal requiere siempre de receptores en las células y estos receptores son evolutivamente tremendamente lábiles. Si existen niveles excesivos de testosterona, se seleccionarán receptores menos sensibles a la hormona (Adkins-Regan 2005). Las hembras de hiena con pseudopenes han debido obtener ventajas sociales y por tanto reproductivas de señalar con estos atributos (Alcock 1998). Igualmente, las mujeres que han experimentado orgasmos durante la cópula con partners atractivos y preferidos y han así incrementado la probabilidad de concebir descendientes de dichos hombres han debido en el pasado obtener ventajas reproductivas respecto a aquellas que tenían una menor capacidad de asociar sexo con partners atractivos con concepción (Thornhill y Gangestad 2008). Sorprendentemente, para cierta variante de críticos del adaptacionismo, determinar un mecanismo fisiológico detrás de una adaptación sustituye a la explicación funcional, como si la determinación hormonal de la migración en ciertas aves explicara por que vuelan del trópico a zonas templadas en primavera y no en invierno. En otros casos se establece un óptimo ficticio a alcanzar en base a no especificados parámetros como en el caso del pulgar del panda y se confirma a bombo y platillo que la estructura o el proceso no obedecen a dicha optimización (Gould 1980). No sé si se supone que los pandas

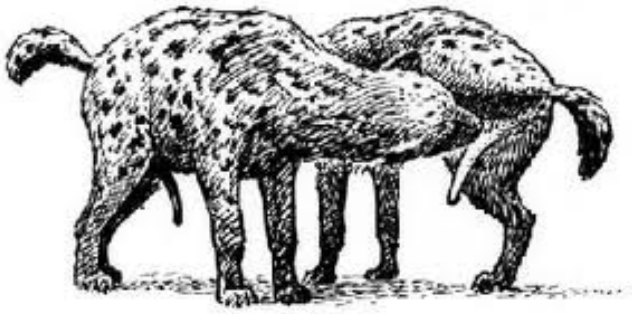


Fig. 1. Si las hembras de la hiena manchada han de parir a través de un estrecho conducto y señalizan su dominancia entre ellas y de todas sobre los machos mediante sus pseudopenes, ello no puede ser el simple (o simplista) producto de altos niveles de testosterona en hembras de esta especie como propuso Gould sino de la selección a favor de dominancia de las hembras sobre los machos y de extrema agresividad femenina en los clanes sociales de estos animales, y de los beneficios de señalar agresividad mediante un rasgo morfológico claramente ligado a niveles de testosterona durante el desarrollo. Las hembras que señalizan mediante sus pseudopenes o superclítoris han obtenido ventajas de ello en términos de ahorrarse muchas interacciones agresivas y por la estabilización de la jerarquía social en los clanes. La fisiología no tiene ninguna primacía sobre la morfología o la conducta, ya que todos los rasgos fenotípicos evolucionan juntos. Explicar rasgos por los mecanismos que los producen en los organismos no es lo mismo que explicar su evolución. Para esto último son necesarias explicaciones funcionales.

deberían haber desarrollado un pulgar en base a uno de los dígitos como los modélicos humanos para sujetar así adecuadamente las cañas de bambú mientras las consumen, pero la aparición de variación facilitadora de falsos pulgares, antes que de reestructuración de la mano, no quita fuerza al hecho de que la selección natural es capaz de remodelar una estructura para cumplir una función sin que las constricciones del desarrollo lo impidan. Las alas de las aves, murciélagos y pterosaurios no dejan de ser admirables ejemplos de convergencia adaptativa, igual que nuestros pulgares y los falsos pulgares de los pandas. Por cierto, ignorar el ubicuo fenómeno de la convergencia adaptativa (Conway-Morris 2003) es un vicio característico del “spandrelista”. En otros casos se postula que el espacio morfológico de una estructura está constreñido a una parte de su potencial como en el caso de las conchas de los caracoles *Cerion* (Gould 1989), cuando simulaciones por ordenador del morfo-espacio de las conchas ha indicado que dicho espacio está saturado, sin existir por tanto evidencias de una limitación de formas posibles (Stone 1996). En otros casos se prescinde de la importancia de la selección sexual que puede perfectamente conducir a exageraciones espectaculares de conductas o estructuras que no se ajustan fácilmente a los parámetros de optimización de algunos biólogos evolucionistas. Estas exageraciones se deben a una forma poderosa de selección como es la derivada de la competencia por oportunidades reproductivas. Los ciervos gigantes extintos, con su enorme cornamenta, al igual que los dinosaurios con sus múltiples cuernos, extrañas estructuras cefálicas, velas y enormes escamas dorsales y probablemente plumas ornamentales, experimentaron seguramente fuertes procesos de selección sexual y no solo las presiones selectivas que nuestro deficiente conocimiento sobre la vida de los animales establecen como baremo para determinar el grado de adaptación. Un ejemplo es la

argumentación de Gould (1974) sobre las enormes cuernas del extinto ciervo irlandés (Fig. 2). Como mero producto de la relación alométrica supuestamente inamovible entre tamaño corporal y tamaño de cuernas (el tamaño corporal tiene muchas asociaciones con la estructura social y la ecología de las especies de cérvidos y puede favorecer una más intensa selección sexual en especies de gran tamaño), Gould también suponía que estas cuernas eran excesivamente grandes y no podían por tanto servir para combates entre machos. Eran un subproducto mal-adaptativo del crecimiento desmesurado de estos animales. Kitchener (1987) ya demostró hace años que las puntas de las cuernas de estos animales, y la disposición paralela de los cristales de hidroxiapatita en los puntos de impacto de las mismas, indicaban que estos ciervos combatían como lo hacen sus menores parientes actuales. Kitchener (1985) también señaló que para mantener su resistencia a la ruptura con un



Fig. 2. Las relaciones alométricas son meras descripciones y no son explicaciones evolutivas como suponía Gould. Los extintos ciervos gigantes habían experimentado una intensa selección sexual a favor de gran tamaño en los machos como ha existido y existe en muchos otros linajes de vertebrados fósiles y actuales. Los machos combatían por las hembras mediante estas cuernas como hacen los cérvidos actuales de gran tamaño. Tanto el tamaño de estos animales como el de sus cuernas eran producto de intensa selección sexual, una forma de selección que puede llevar a tendencias evolutivas hacia el aumento progresivo de tamaño y también puede terminar en la extinción de estos linajes. Hasta el último ejemplar, los machos que se reproducen son los más grandes. La evolución no tiene visión de futuro.

aumento de tamaño, el área basal debía aumentar según la cuarta potencia del diámetro de la sección. Las cuernas del extinto ciervo irlandés están de acuerdo con esta pauta común a ciervos y carneros salvajes del presente que entorchan sus cuernas en combates por la reproducción. La alometría según estos datos es producto de la función de las estructuras y no una constricción del desarrollo como suponía Gould. Como ha señalado Levinton (2001) “aunque nadie duda de que las constricciones del desarrollo deben tener una fuerte influencia sobre procesos selectivos a corto plazo, parece probable que la mayoría de estas constricciones se pueden romper en el largo plazo”.

Otros argumentos pretenden negar un papel a la selección cuando en realidad se basan en la teoría de Darwin y solo establecen ciertos parámetros que determinan su intensidad y velocidad. Darwin sabía perfectamente sin realizar cálculo matemático alguno que la selección podía ser más o menos intensa y determinar cambios evolutivos más o menos rápidos. Así se expresaba en 1859: “la selección natural no produce perfección absoluta.... La selección natural debe actuar principalmente por medio de la competencia de los habitantes de una región entre sí, y consecuentemente producirá perfección solo en relación con el estándar de dicha región.” La genética de poblaciones no ha hecho más que confirmar con sus modelos las intuiciones de Darwin. Es obvio que la intensidad de la selección depende de la variabilidad genética del rasgo, de la ligazón entre rasgos por pleiotropía o de acción génica por epistasis y del tamaño poblacional. La afirmación de que estos fenómenos genéticos conducen a mal-adaptación y limitan la intensidad de la selección sobre un determinado rasgo parte de una idea ingenua sobre procesos selectivos modelados en base a ecuaciones y que solo operan sobre dicho atributo. Aunque los modelos de genética de poblaciones deben necesariamente simplificar las situaciones reales para poder extraer consecuencias comprobables científicamente, no dejan de ser meros reflejos de un proceso que compara fenotipos enteros basándose en toda su infinidad de rasgos y propiedades morfológicas, fisiológicas y conductuales a la vez. Para descartar la adaptación darwiniana hay que comparar el éxito de los fenotipos basado en sus múltiples propiedades y comprobar que las variantes más exitosas no se caracterizan por ningún conjunto de propiedades común a todas ellas. Además, si estas variantes se caracterizan por un determinado conjunto de rasgos, pero no se puede explicar de ninguna manera la relación de éstos con el éxito reproductor, la importancia de la selección también estaría en entredicho. Para ello es necesario un exhaustivo conocimiento de la

biología de los organismos como fenotipos integrados y de todo el rango de variación existente a lo largo de todo el ciclo vital de las especies estudiadas ¿Cuántos estudios que muestran mal-adaptación cumplen estos requisitos? ¿Cuántos de ellos son meros ejercicios de modelado sobre como determinados parámetros de las ecuaciones limitarían la acción de la selección?

Las limitaciones genéticas a la acción de la selección constituyen además un pobre argumento contra la adaptación entendida no como producto de un estudio de ingenieros sino como resultado de un proceso masivo de reproducción diferencial de generación en generación. En primer lugar, estos factores son producto de procesos de selección previa que han favorecido un cierto grado de corrección de errores genéticos (variabilidad) o no han facilitado suficientemente la rotura de ligazones epistáticas entre genes o la separación de efectos pleiotrópicos de un mismo gen o han favorecido estrategias basadas en longevidad y escasa fecundidad (bajo tamaño poblacional con la consecuente posibilidad de deriva genética) debido a otras presiones selectivas. En bacterias se ha estudiado como la tasa de corrección de mutaciones es un rasgo determinado genéticamente y modulado por el ambiente (Tenailon et al. 2004). Es decir las bacterias presentan más mutaciones (sin especificar cuáles) en determinados ambientes por que ello ha sido favorecido por selección. La variabilidad genética es pues producto de la selección misma. En segundo lugar, y como sabía Darwin, la selección en cada momento trabaja sobre los productos de su acción en el pasado inmediato y remoto (Reeve y Sherman 1993) y no en vacío como los promotores de las ideas sobre mal-adaptación suponen. La deriva genética no es como algunos proponen uno de los lados de una dicotomía infranqueable sino uno de los extremos de un gradiente que va desde selección intensa a selección débil por efecto entre otros factores del tamaño poblacional. En tercer lugar, siempre hay selección más o menos intensa operando, igual que el grado de adaptación al medio va desde muy estrecho a vago y débil. El ambiente cambia a menudo rápidamente y determina cambios en las presiones selectivas tan frecuentes que no permiten una adaptación estrecha. En cuarto lugar, muchos rasgos están ligados por sus efectos contrapuestos sobre la aptitud por lo que su estabilidad evolutiva se debe a compromisos entre rasgos. Sin embargo, la selección opera también en esos casos induciendo cambios en las frecuencias génicas. El estudio de los compromisos entre rasgos es una de las bases de la ecología evolutiva, por lo que estudiar la optimización de cada rasgo independientemente ofrece una versión simplista y a menudo errónea del funcionamiento de la selección.

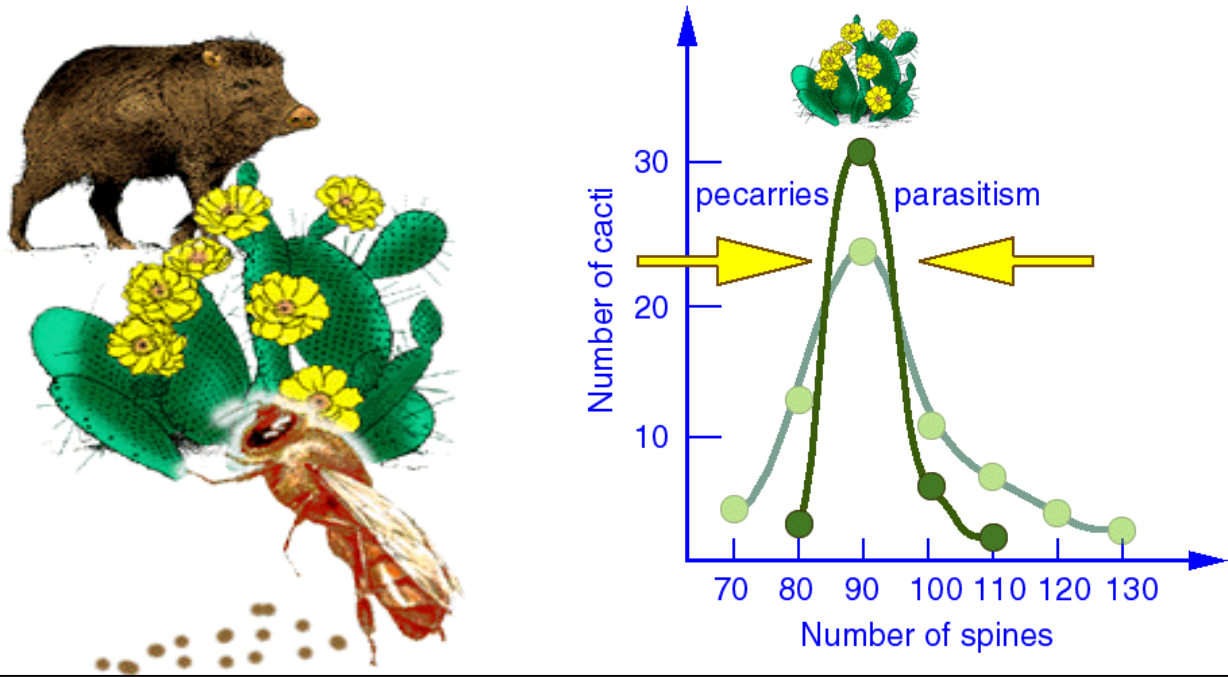


Fig. 3. Los pecarries seleccionan a favor de más espinas en los cactus al preferir consumir plantas menos protegidas, mientras las avispa parásitas seleccionan a favor de menos espinas en los mismos cactus al preferir plantas con muchas espinas en las bases de las cuales depositar sus huevos de los que salen larvas que consumen también estas plantas de los desiertos norteamericanos. El número de espinas es pues un compromiso entre estas dos presiones selectivas. Todos los rasgos de los organismos tienen implicaciones sobre varias interacciones con el medio ecológico, por lo que la variación observada es el resultado de compromisos evolutivos. La optimización de un rasgo en función de una única presión selectiva es en la mayoría de los casos una quimera, ya que la selección trabaja sobre fenotipos completos sometidos a múltiples interacciones con el medio físico, ecológico y social. Antes de rechazar el papel de la selección hay que hacer mucha ecología evolutiva.

Los que proponen la mal-adaptación como contra-argumento frente a la importancia de la selección tienen un amplio campo de estudio en los cambios continuos y a frecuencia variable de las presiones selectivas para así poder establecer el nexo entre las presiones cambiantes y el grado de adaptación al medio. Por tanto, la mal-adaptación es también un producto de la selección natural que siempre opera determinando adaptación variable al medio en un gradiente que va desde la optimización de ciertos parámetros hasta la llamada mal-adaptación. La existencia de este gradiente solo se puede explicar por la acción más o menos rápida o intensa de la selección, y los factores poblacionales y genéticos que la modulan son asimismo producto de selección previa. Parecería que a estas alturas no habría que explicar estos aspectos en facultades y foros de biología pero no es así. Los adversarios de la idea de la selección como motor evolutivo siguen utilizando la variabilidad en el grado de adaptación como argumento contra la importancia de la selección. Curiosamente, los críticos de las ideas creacionistas sobre el llamado “diseño inteligente” utilizan constantemente las evidencias sobre mal-adaptación como poderoso argumento a favor de las teorías darwinianas sobre evolución por selección natural (ver por ej. Coyne 2009). ¿Cómo es posible que el mismo argumento sirva para defender el papel de un proceso tan ciego y torpe como la selección frente al diseño divino, y a la vez para restarle importancia frente a innumerables frenos y limitaciones? Evidentemente alguien se está

equivocando de argumento. Hay que repetir una y otra vez que la selección produce adaptación o mal-adaptación según las circunstancias, pero es el mecanismo que explica ambos fenómenos como extremos de un gradiente. El argumento anti-seleccionista además olvida que lo que actualmente nos parecen constricciones arbitrarias son producto de la selección en el pasado y solo se entienden desde la visión darwiniana. Lamarck y sus seguidores siempre predecirían adaptación continua y perfecta al ambiente por esos mecanismos fisiológicos o epigenéticos que postulan pero cuya supuesta existencia no explican. La deriva, el neutralismo y las constricciones obviamente son incapaces de explicar cualquier atisbo mínimo de adaptación en la naturaleza.

Otra interpretación de la evolución se basa en la enorme importancia del azar. Muchos hemos leído o escuchado alguna vez la famosa descripción del código genético por uno de los descubridores de la doble hélice del ADN, Francis Crick (1968), como un “accidente congelado”. Con ello, el brillante biólogo se refería a la redundancia, a la falta de orden y elegancia que se vislumbra por todas partes en la asociación entre los tripletes de bases de ADN y los aminoácidos asociados en la síntesis de proteínas, asociación que se descifró en los años sesenta del siglo pasado. No había ninguna razón aparente por la que una secuencia determinada de tres bases especificara un determinado aminoácido igual que no hay ninguna razón por la que la unión de las letras del alfabeto latino g, a, t y o

representen a un determinado animal felino en nuestro idioma. La arbitrariedad del código fundamental de la vida solo podía significar que era un accidente acaecido durante el origen de las primeras protocélulas y que había permanecido congelado durante miles de millones de años por que cualquier cambio en el mismo implicaría una catástrofe y la imposibilidad en la generación de vida. Ya que la vida se sustenta en la actividad de proteínas y en la herencia de su estructura por medio del ADN, un cambio en el alfabeto original no resultaría en proteínas viables. Todos los organismos existentes estaríamos por tanto constreñidos por esta asociación original entre bases de ADN y aminoácidos por que procedemos de los ancestros comunes en que acaeció el famoso accidente. No puede haber una constricción evolutiva más básica que el funcionamiento del código genético ya que la selección natural, la deriva genética o cualquier otro proceso que se proponga para explicar cambios evolutivos parte de la inevitabilidad de una cierta asociación entre bases de ADN y la composición de las proteínas. Como nos relata Nick Lane (2009) en su entretenido libro sobre los grandes inventos de la evolución, varias décadas después del enunciado por Crick de su famosa expresión, la arbitrariedad del código y su carácter accidental empiezan a estar en duda. Actualmente sabemos que la primera letra de cada codón o triplete de bases está vinculada al tipo de precursores químicos en la síntesis de los aminoácidos. Así todos los aminoácidos que se sintetizan del precursor piruvato comparten la misma primera letra del codón, la T de timina. El piruvato se forma en escapes hidrotermales bajo el mar a partir de dióxido de carbono e hidrógeno. La segunda letra del codón está asociada con el grado de solubilidad en agua del aminoácido. Cinco de los seis aminoácidos mas hidrófobos tienen T en la segunda posición, mientras todos los hidrófilos tienen A de adenina. La letra final es la que exhibe lo que se denomina degeneración del código, es decir que no importa para especificar el aminoácido. Así el aminoácido glicina es codificado por GGG, GGT, GGA o GGC. La degeneración o redundancia del código es lo que ha llevado a la idea del accidente congelado. Un código basado en dobletes y no tripletes de bases puede codificar 16 de los 20 aminoácidos. Si eliminamos los 5 más complejos químicamente, tendríamos un doblete por cada aminoácido más un doblete de parada en que la lectura del ADN en los ribosomas se interrumpe para separar una molécula de proteína. Es por ello posible que el código original estaba basado en dobletes de bases y solo se expandió más tarde a tripletes. Parece como si los aminoácidos iniciales compitieron por las terceras posiciones más ventajosas y consiguieron acapararlas. Así los 15 aminoácidos que más presumiblemente estuvieron codificados por el código de dobletes

acapan 53 de los 64 posibles codones, mientras solo quedan 8 codones para los 5 aminoácidos posteriores. El código inicial de dobletes según esta hipótesis estaba totalmente dictado por factores físico-químicos como el carácter de los precursores químicos y su relación de asociación química con el agua. Por tanto, se trataba de un código no accidental sino químicamente determinado. Pero con la tercera posición había juego para que la selección natural optimizara el código. Freeland y Hurst (1998) compararon el código genético con millones de códigos generados aleatoriamente por ordenadores (Fig. 4). Querían averiguar qué código sería más resistente a cambios en aminoácidos derivados de mutaciones puntuales en que una base de ADN es sustituida por otra. Descubrieron que el código existente es sorprendentemente resistente a cambios en aminoácidos o, si ocurre un cambio, tiende a sustituir un aminoácido por otro químicamente similar. Freeland y Hurst proclamaron que el código genético era mejor que un millón de códigos alternativos generados al azar. No solo impedía cambios bruscos, sino que al resistir las consecuencias catastróficas de los cambios que ocurren, el código permite que la evolución gradual, es decir sin cambios catastróficos, prospere. Para que el código haya sido optimizado tiene que haber habido un proceso previo de selección. De hecho se conocen en ciertas bacterias y mitocondrias variantes del código supuestamente universal que han surgido por evolución (Jukes 1985). Para ello tienen que haber ocurrido cambios discretos en que si un aminoácido es codificado por varios codones distintos, los menos usados pueden ser reasignados a otro aminoácido sin consecuencias catastróficas. Existen hipótesis adaptacionistas para explicar algunas excepciones al código

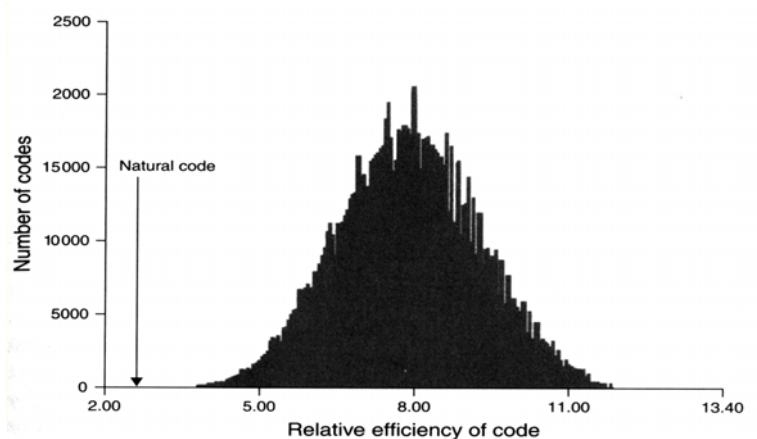


Fig. 4. La sorprendente perfección del dominante código genético en minimizar los efectos de mutaciones de una base sobre la estructura de las proteínas codificadas deducida por Freeland y Hurst en 1998 de simulaciones con ordenador solo puede ser el resultado de procesos de selección en el origen de la vida. Solo uno de los códigos alternativos generados al azar superó al natural, mientras 999999 códigos alternativos resultaron peores o mucho peores. La constricción evolutiva más básica de la vida sobre este planeta es pues el producto de selección sobre las primeras estructuras con vida. Las constricciones reales son la física y la química.

mayoritario como por ejemplo para el hecho de que el codón CUG codifique leucina en lugar de serina en algunas especies de hongos (Santos et al. 1999).

Así pues de “accidente congelado” hemos pasado a un código determinado por principios físicoquímicos y por optimización por selección natural. Como señala Rosenberg (2006): “Que el código sea casi universal en todos los sistemas biológicos de la Tierra es buena evidencia de que si es resultado de la evolución, tiene que haber ganado la competición entre códigos alternativos tan completamente que no dejó competidores en el campo. Ya que la selección natural entre enormes cantidades de moléculas a lo largo de escalas de tiempo evolutivas solo ofrece un reducidísimo campo de acción a la deriva, la conclusión de que el código es más que un accidente congelado no es sorprendente, como tampoco lo es la persistente búsqueda por los biólogos moleculares de una explicación del código que revele su carácter no arbitrario”. Ello nos enseña dos lecciones generales sobre las llamadas constricciones evolutivas que limitan el papel de la selección natural y que han sido reivindicadas por evolucionistas como Gould para reclamar un recambio de teorías evolutivas. La primera es que las constricciones que observamos hoy día son el producto de procesos de selección natural en el pasado sobre los que se han sustentado muchos cambios evolutivos posteriores. Con el paso del tiempo, estos procesos se han hecho cada vez más difíciles de modificar sin alterar otros procesos dependientes de ellos de forma no catastrófica para la viabilidad de los organismos. Ello los hace parecer inamovibles, pero como nos enseña el descubrimiento reciente de códigos genéticos alternativos, la selección puede modificarlos gradualmente en ciertos casos, por lo que son constricciones solo relativas. De lo que se trata realmente es de selección mantenedora de patrones y procesos existentes, dadas sus ventajas con respecto a alternativas posibles. Muchas de las constricciones que propone Gould podrán parecer dentro de millones de años adaptaciones transitorias que pudieron parecer a ciertos organismos con una miopía temporal tremendamente arrogante como permanentes. Las únicas constricciones que operan realmente sobre los procesos de selección son las físico-químicas. Así la selección explica el origen pero también la conservación de procesos y patrones. La segunda lección es que como señala Lane, la idea de los “accidentes congelados”, de las constricciones arbitrarias en general, constituyó un freno para la investigación. ¿Para qué estudiar un “accidente” si no se pueden extraer consecuencias generales de su estudio? Afortunadamente la frase de Crick sobre los accidentes congelados no disuadió a otros biólogos a seguir indagando en los posibles orígenes y funcionamiento del código. Los

biólogos deben pues resistir la tentación de achacar procesos sin explicaciones sencillas a “accidentes” o al azar. David Hume en el siglo XVIII lo expresó así: “Decir que un evento es producto del azar conlleva interrumpir cualquier futura indagación sobre el mismo y deja al proponente en el mismo estado de ignorancia que el resto de la humanidad. Pero cuando supone que el evento procede de ciertas causas estables, puede desarrollar su ingenio en determinar dichas causas”. En otras palabras, no hay mayor freno para cualquier investigación que la endeble apelación a los “accidentes” del pasado. Cualquier estudio de patrones de constancia temporal prolongada en el registro evolutivo debe ir acompañado de una exhaustiva indagación sobre las causas posibles del origen y permanencia del patrón. Si las alternativas posibles a cualquier proceso, e insisto en lo de posibles, conllevan desventajas respecto al patrón existente no podemos hablar de constricciones sino realmente de adaptaciones (Reeve y Sherman 1993). Si el código genético casi universal tiene alternativas posibles recientemente detectadas, su universalidad no debe ser considerada como una restricción sino como una posible adaptación conservada por sus indudables ventajas para permitir estabilidad química de las proteínas. Las constricciones evolutivas deben ser el sujeto de un estudio adaptacionista como en el ejemplo del estudio del código genético por Freeland y Hurst (1998). Al ser producto de procesos de selección, sus resultados deben interpretarse como adaptaciones en el momento en que surgieron, y su conservación debe considerarse como en el caso de los ojos como producto de continua selección estabilizadora. Igual que el “universal” código genético presenta excepciones, hay que considerar también que los patrones universales planteados como constricciones muchas veces son solo universales en apariencia.

Si bien el código genético puede considerarse como el paradigma de restricción evolutiva, existen otros ejemplos, algunos enarbolados por Gould, que pueden interpretarse como posibles adaptaciones. Uno de los favoritos es el de los genes *Pax-6* en una amplia gama de organismos diferentes con ojos. Estos genes están involucrados en el desarrollo de ojos muy diversos en estos animales. La conclusión de Gould (2002) es que “la cascada genética básica ya se había originado y ya regulaba los sistemas visuales, indicando la preexistencia de la vía de desarrollo como una restricción positiva tendente al paralelismo”. Es decir la pauta de desarrollo a partir de los genes *Pax-6* ha condicionado la evolución de ojos. Como señala Vinicius (2010) en su interesante libro sobre evolución modular, existe un problema fundamental en argumentar que la conservación de pautas genéticas de desarrollo conlleva paralelismo ya que dicha conservación puede igualmente estar asociada a divergencia

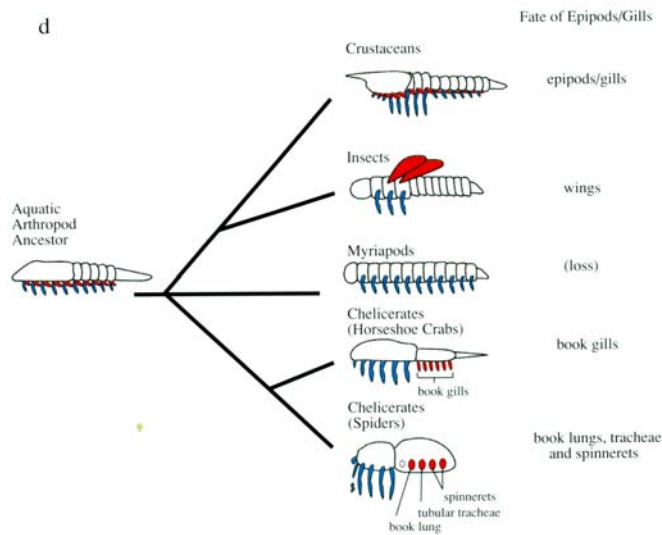


Fig. 5. La expresión común de los genes *Pdm* o *Nubbin* y *Apterous* durante el desarrollo de apéndices de los artrópodos está asociada a estructuras tan dispares como los epipodos (rojo) y patas (azul) de crustáceos, alas (rojo) y patas (azul) de insectos, patas (azul) de miriápodos, branquias (rojo) y patas (azul) de cangrejos-herradura y, sorprendentemente también los pulmones, tráqueas e hileras (rojo) y patas (azul) de arañas. Los colores distinguen a los apéndices supuestamente originados a partir de las branquias (rojo) y patas (azul) respectivamente que formaban parte de los apéndices pluriramificados de los ancestros acuáticos de los artrópodos. Los mismos genes del desarrollo están implicados en toda una batería de estructuras morfológicamente distintas y adaptadas a los requerimientos tan dispares de la vida de los distintos grupos de artrópodos. ¿Dónde está la constricción derivada de los genes del desarrollo si una branquia se puede convertir en un ala para volar o en una hilera para producir seda?

evolutiva. Por ejemplo, la cascada *Pdm/Apterous* es otra vía de desarrollo conservada en artrópodos, que en lugar de constreñir a los taxones en rutas paralelas de evolución, ha evolucionado para especificar patas en crustáceos y alas en insectos (Averof y Cohen 1997). Las proteínas *Apterous* y *Nubbin* implicadas en el desarrollo de las alas de los insectos, participan en el desarrollo de los lóbulos respiratorios de la rama externa de las extremidades de los crustáceos (Carroll 2005). Así pues, la conservación de la cascada de desarrollo fue en este caso una condición para la divergencia y la innovación promovida por la selección. Pero es más, las arañas han desarrollado como adaptaciones a su vida terrestre pulmones y tubos tráqueales para respirar y glándulas de la seda para construir telarañas para capturar presas. También estas estructuras expresan las proteínas *Apterous* y *Nubbin*, por lo que también parecen derivar de los arcos branquiales de los artrópodos ancestrales. A partir de un diseño primitivo de extremidades birámicas con una rama branquial han surgido, como de una navaja suiza, las uñas, patas, maxilípedos, branquias, pulmones, tubos tráqueales, hileras y alas de los artrópodos, todas ellas especificadas por proteínas comunes activas durante el desarrollo. Gould aprovechó la vía de desarrollo de ojos por que venía bien a su argumento sobre como las cascadas de acción génica comunes constreñían el desarrollo de ciertos órganos, pero evitó cuidadosamente

utilizar otras rutas de desarrollo conservadas cuyos productos son tan dispares como las alas de los insectos y las hileras de las arañas. Como señala Vinicius (2010) “si el paralelismo, la convergencia y la divergencia son todas ellas posibles resultados de mecanismos conservados de desarrollo, podemos concluir que los linajes que evolucionan no se ven canalizados por las constricciones sino están guiados por la selección natural”. Las supuestas constricciones no constriñen en lo que importa, la posibilidad de desarrollar estructuras tan diferentes como alas o patas si ello tiene ventajas adaptativas.

La constancia evolutiva de planes de construcción y de patrones morfológicos ha sido el principal argumento para mostrar que la selección puede ser un factor secundario. La observación de constancia estaba basada en una visión parcial de la diversidad biológica que todavía hoy preside el estudio de la evolución. Me refiero a que tanto en organismos actuales como en fósiles, solo estudiamos en poblaciones naturales los fenotipos suficientemente viables para sobrevivir el suficiente tiempo para ser observados y también poder fosilizar. Pero la diversidad biológica se compone también de los infinitos fenotipos que no llegan a término y que constituyen las verdaderas alternativas a lo que normalmente observamos. Miles de huevos, óvulos, embriones, fetos y larvas mueren tan tempranamente que no pueden ser observados en la naturaleza ni tampoco fosilizar. Son abortados, reabsorbidos y consumidos por millones antes de que podamos explorar la ingente diversidad real de potenciales patrones de desarrollo y de fenotipos adultos. En humanos, dependiendo de la edad de la madre, entre la mitad y el 96% de los embriones concebidos mueren tempranamente en el útero materno, muchos en un estadio tan temprano que su desaparición no es ni registrada por la madre (Forbes 2005). La mitad de los innumerables abortos espontáneos se deben a anomalías genéticas detectadas de alguna manera por el organismo materno que elimina directamente a estos descendientes inviables sin consultar a médico ni religioso alguno. En todos los organismos, estas alternativas son cribadas incesantemente por la selección natural sin que nos percatemos de su acción. Si pudiéramos estudiar estas alternativas en detalle, si pudiéramos crear unos ambientes artificiales que permitieran su desarrollo a término y pudiéramos comparar su funcionamiento con el de los organismos que sobreviven para ser observados, podríamos comprobar si el aserto de que la constancia representa constricciones es real o si en verdad la constancia es el puro producto de una selección tan brutal e incesante que no nos deja ni percibir los fenotipos que no pasan el filtro. Mientras no estudiemos estas alternativas existentes pero difíciles de estudiar y comparemos sus propiedades con las de los organismos

que sí estudiamos no podemos establecer el rango total de variación sobre el que opera la selección. Puede ser que muchas de esos fenotipos fallidos que nunca se desarrollan presenten cambios en los procesos o estructuras que algunos consideran constreñidos. Es decir que dichos rasgos no estarían constreñidos sino seleccionados en contra. La operación de la selección natural debe estudiarse en relación a todo el rango de variación posible incluyendo todas las formas que son producidas como descendientes de organismos existentes. La desaparición prematura de todas estas formas puede deberse a la detección por el organismo parental de su inviabilidad con la consiguiente reabsorción o aborto espontáneo, a su inviabilidad en el ambiente de larvas, embriones o huevos (también ellos viven en un ambiente ecológico) o a ambas cosas a la vez. En el primer caso, la selección habría favorecido adultos que responden a señales químicas de embriones de escasa viabilidad reduciendo su inversión en ellos o directamente eliminándolos (Forbes 2005). La gonadotropina coriónica humana es una de esas señales embrionarias cuyo defecto induce un aborto espontáneo. Adultos que invierten en descendientes de baja o nula viabilidad habrían sido desfavorecidos y ya no existirían en poblaciones naturales. En el segundo caso, la selección actuaría eliminando continuamente embriones, huevos o larvas que interactúan pobremente en su entorno embrionario o larvario. Por ejemplo, en muchas coníferas, múltiples embriones compiten entre sí para que solo uno se convierta en semilla. La lista de problemas de supervivencia a los que se enfrentan los huevos, semillas, larvas y embriones en su propio ambiente entre los que se encuentran la más descarnada competencia por los recursos de los progenitores con sus propios hermanos es larga y siniestra (Forbes 2005). Los fenotipos de los embriones que se quedan por el camino, entre los que se encuentran los monstruos tan populares en los gabinetes de historia natural de la Ilustración, no son estudiados como fenotipos reales en poblaciones por que sucumben tempranamente. Como señala Carroll (2005) “por lo que sabemos hoy estos monstruos son casi seguramente errores que son barridos por la fuerza de la selección natural sin posibilidades de transmitir sus rasgos”. Aunque la selección observada ocurre entre fenotipos más o menos viables en fase más tardía de su vida, los fenotipos aberrantes que perecen pronto son de hecho la evidencia de que una buena parte de la variación posible, existente y real no llega nunca a legar sus propiedades a las siguientes generaciones por un proceso que también es selección natural. La supuesta constancia de los planes de construcción sería por tanto el espejismo inducido por nuestra ignorancia sobre todo el rango de variación creado incesantemente en los procesos de reproducción de los organismos.

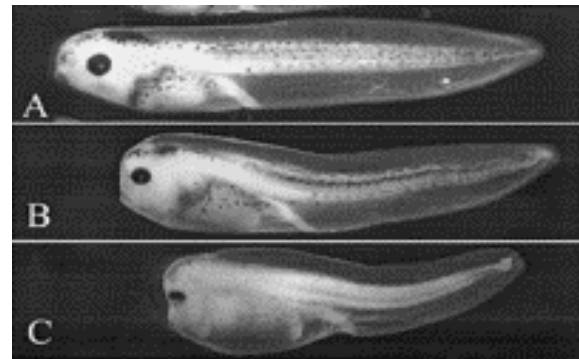
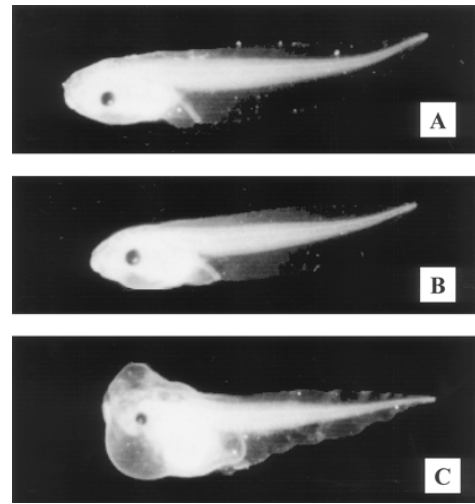


Fig. 6. La modificación moderada o radical del ambiente en que se desarrollan los organismos puede conducir a variantes ligeramente modificadas o muy modificadas respecto al fenotipo larvario o embrionario que se desarrolla en ambientes normales. Muchos de ellos sobreviven lo suficiente para ser observados en estudios de plasticidad fenotípica o de toxicología y son la evidencia de que el desarrollo es plástico y no está constreñido. La mortalidad prematura de muchas de estas formas se debe a su baja eficacia biológica en el contexto ecológico de embriones y larvas. La mortalidad diferencial debida a interacción con el medio se llama selección natural. La selección también opera sobre embriones y larvas y determina la falsa apariencia de patrones de desarrollo constreñidos por leyes de la forma.

Resumiendo, es necesario profundizar en el campo de investigación sobre los orígenes funcionales de los patrones de desarrollo constantes que se han percibido como constricciones. Las constricciones de hoy son adaptaciones del pasado y su permanencia actual o en el registro fósil son evidencia de sus ventajas frente a otros posibles modelos de desarrollo de fenotipos (Reeve y Sherman 1993). Cuando nos enfrentamos a una restricción, hay que preguntarse:

- 1) ¿Es una restricción absoluta o existen excepciones?
- 2) Si lo primero, ¿cuál puede ser el origen del patrón y sus ventajas funcionales en el pasado?
- 3) Si lo segundo, ¿qué factores funcionales podrían explicar las excepciones?
- 4) Si lo segundo también, ¿qué presiones selectivas mantienen actualmente los patrones casi universales frente a otras alternativas minoritarias o no observadas?
- 5) Finalmente, ¿cuál es el verdadero rango de variación fenotípica existente, ya sea en

adultos, o bien en formas prereproductoras como huevos, semillas, larvas o embriones?

La apelación tan extendida a las constricciones evolutivas debe ser sustituida por un estudio adaptacionista de los patrones de desarrollo que seguramente generará mayor conocimiento sobre el funcionamiento del proceso evolutivo que las especulaciones sobre supuestos “accidentes congelados” o inamovibles “Baupläne”.

REFERENCIAS

- Adkins-Regan, E. 2005. *Hormones and Animal Social Behavior*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Alcock, J. 1998. Unpunctuated Equilibrium in the *Natural History* essays of Stephen Jay Gould. *Evol. Human Behav.* 19: 321-336.
- Averof, M. y Cohen, S.M. 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature* 385: 627-630.
- Carroll, S.B. 2005. *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo*. Norton, New York.
- Conway-Morris, S. 2003. *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Coyne, J.A. 2009. *Why Evolution is True*. Viking, New York (traducido al castellano).
- Crick, F. 1968. The origin of the genetic code. *J. Mol. Biol.* 38: 367-379.
- Forbes, S. 2005. *A Natural History of Families*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Freeland, S.J. y Hurst, L.D. 1998. The genetic code is one in a million. *J. Mol. Evol.* 47: 238-248.
- Gould, S.J. 1974. The origin and function of “bizarre” structures: antler size and skull size in the “Irish Elk”, *Megaloceros giganteus*. *Evolution* 28: 191-220.
- Gould, S.J. 1981. Hyena myths and realities. *Nat. Hist.* 90: 16-24.
- Gould, S.J. 1987. Freudian slip. *Nat. Hist.* 96: 14-21.
- Gould, S.J. 1989. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* 43: 516-539.
- Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA (traducido al castellano).
- Gould, S.J. y Lewontin, R.D. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 581-598.
- Hume, D. 1741. *Essays Moral, Political, and Literary*. Liberty Fund, Indianapolis, IN.
- Jukes, T. 1985. A change in the genetic code in *Mycoplasma capricolum*. *J. Mol. Evol.* 22: 361-62.
- Kitchener, A. 1985. The effect of behaviour and body weight on the mechanical design of horns. *J. Zool. Lond.* 205: 191-203.
- Kitchener, A. 1987. Fighting behaviour of the extinct Irish elk. *Mod. Geol.* 11: 1-28.
- Lane, N. 2009. *Life Ascending: The Ten Great Inventions of Evolution*. Norton, New York (traducido al castellano).
- Levinton, J. 2001. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pigliucci, M. y Kaplan, J. 2000. The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends Ecol. Evol.* 15: 66-70.
- Queller, D.C. 1995. The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme. *Q. Rev. Biol.* 70: 485-489.
- Reeve, H.K. y Sherman, P.W. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *Q. Rev. Biol.* 68: 1-32.
- Rosenberg, A. 2006. *Darwinian Reductionism: Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Santos, M., Cheesman, C., Costa, V. y Moradas, P. 1999. Selective advantages created by codon ambiguity allowed for the evolution of an alternative code in *Candida* spp. *Mol. Microbiol.* 31: 93-947.
- Stone, J.R. 1996. Computer-simulated shell size and shape variation in the Caribbean land snail genus *Cerion*: a test of geometrical constraints. *Evolution* 50: 341-347.
- Tenaillon, O., Denamur, E. y Matic, I. 2004. Evolutionary significance of stress-induced mutagenesis in bacteria. *Trends Microbiol.* 12: 264-270.
- Thornhill, R. y Gangestad, S.W. 2008. *The Evolutionary Biology of Human Female Sexuality*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Vinicius, L. 2010. *Modular Evolution: How Natural Selection Produces Biological Complexity*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Información del Autor

Juan Moreno Klemming se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 160 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y un libro.

Evolución: la síntesis inacabada

Nelly Salas¹ y Ulises Iturbe²

¹ Licenciatura en Biología. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5 s/n. Col. Carboneras. Mineral de la Reforma, 42184 Hidalgo, México. E-mail: _eri1_japan@hotmail.com

² Área Académica de Biología. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5 s/n. Col. Carboneras. Mineral de la Reforma, 42184 Hidalgo, México. E-mail: darwinianman@gmail.com

RESUMEN

El darwinismo original se enfrentó con problemas que no pudo resolver. La teoría sintética de la evolución quedó conformada a partir del congreso de biología evolutiva de Princeton, New Jersey en 1947. Presuntamente una Síntesis intelectualmente amplia e incluyente se derivó de los avances teóricos que realizaron dos décadas antes los genetistas de poblaciones (Fisher, Haldane y Wright). Pero pronto la Síntesis enmendó el camino y se volvió estrictamente adaptacionista. Los vestigios de la influencia original de Wright fueron borrados y su nombre quedó ligado a la teoría de la selección-mutación de Fisher y Haldane. La Síntesis endurecida tampoco ha podido resolver todos los problemas originales del darwinismo. *eVOLUCIÓN* 6(2): 21-28 (2011).

Palabras Clave: Teoría sintética de la evolución, Teoría del balance cambiante en la evolución, endurecimiento de la síntesis moderna, neodarwinismo, evolución no adaptativa.

ABSTRACT

Early Darwinism faced problems which it could not resolve. The synthetic theory of evolution was formally settled in the evolutionary biology congress held at Princeton, New Jersey in 1947. An intellectually wide and comprehensive Synthesis supposedly originated from the theoretical advances made in the two previous decades by the population geneticists (Fisher, Haldane and Wright). But soon the Synthesis reoriented his own pathway and became strictly adaptationist. Vestiges of the former influence of Wright were erased and his name remained tied to the selection-mutation theory of Fisher and Haldane. The hardened Synthesis neither could resolve all the early problems of Darwinism. *eVOLUCIÓN* 6(2): 21-28 (2011).

Key Words: Synthetic theory of evolution, Shifting balance theory of evolution, hardening of the modern synthesis, neodarwinism, non-adaptive evolution

Los problemas originales de la teoría darwiniana

Desde la publicación de *El Origen de las Especies* la teoría de la evolución por selección natural (Darwin 1959) estuvo sujeta a controversia científica. Hubo una serie de problemas diversos que Darwin, su grupo de apoyo, ni científicos de las siguientes generaciones pudieron resolver cabalmente. Entre éstos, los más importantes fueron: (1) el origen de la variación individual pues la selección natural era percibida como una fuerza externa moldeadora, pero no creadora, que actuaba sólo escogiendo las variantes ya existentes, sin dar respuesta a cómo surgían; (2) la herencia mezclada, forma en que se llamaba a una idea muy difundida y aceptada en aquel entonces sobre la reproducción sexual que implicaba que las características de los descendientes eran un promedio de las de sus

progenitores. ¿Cómo podía heredar un individuo ya fuera un carácter muy acusado (como en los *sports*), o bien, pequeñas variaciones ventajosas (variación individual) a sus descendientes, si éstas presuntamente se diluían al cruzarse con otro?; y (3) el que los fósiles no mostraban ninguna gradación de formas, sino meras discontinuidades. Esta dificultad Darwin trató de subsanarla invocando la supuesta inconsistencia del registro fósil y pidiendo explícitamente que se obviara. Como lo observó el propio Thomas H. Huxley, la frase linneana *Natura non facit saltum* se volvió un lastre para la teoría de la selección natural que continuó generando malestar en buena parte de la comunidad científica, particularmente entre los paleontólogos, que no compartían ese punto de vista (Bowler 1983).

El darwinismo inició como un movimiento amplio e incluyente; sin embargo, pronto se fragmentó. El punto crucial que llevó a la teoría

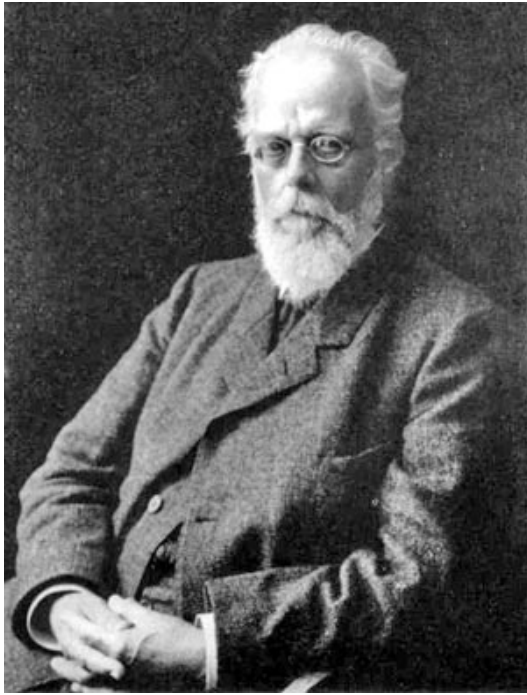


Fig. 1. August Weismann se esforzó en remover el mecanismo del uso-herencia de la teoría darwiniana y promovió el neodarwinismo.

(<http://www.britannica.com/EBchecked/topic/639121/August-Weismann>) Encyclopædia Britannica Online.

de la selección natural a sufrir bajas entre sus filas se debió, curiosamente, al intento de uno de sus mayores defensores, el alemán A. Weismann, de fortalecerla. Al estudiar la variación y la herencia, Weismann desarrolló su teoría del aislamiento del germoplasma: la presunta substancia química esencial responsable de transmitir características de padres a hijos. Él argumentaba que el germoplasma estaba compuesto de unidades llamadas determinantes, cada una responsable de la formación de una parte del cuerpo, que daba forma a los organismos. Además, como parte fundamental de esta teoría, el germoplasma se debía encontrar aislado dentro de las células reproductoras, por lo que nada que afectara a las células del cuerpo podría alterar a las germinales, ni ser transmitido a la descendencia. De esta manera, cada uno de los progenitores de un individuo heredaría intacto su propio germoplasma, y así los determinantes. La variación individual era, por tanto, el resultado de la combinación de los determinantes de los progenitores y, por ende, la selección natural era la única fuerza que podía favorecer a los organismos que presentaban características ventajosas o desechar aquellos con caracteres dañinos (Bowler 1983).

Aunque esta teoría de Weismann fue útil en las décadas siguientes para dilucidar un mecanismo de la herencia, también promovió el ultradarwinismo o neodarwinismo, pues hacía imposible el uso-herencia (lamarckismo) en la evolución, mecanismo aceptado por muchos más científicos de los que pensaban en la selección

natural como única fuerza que promovía la evolución. Esta nueva dificultad, aunada a los primeros problemas de la teoría, ayudó a crear nuevos frentes de ataque en contra de la selección natural, lo que ocasionó que el darwinismo pasara por una reducción numérica entre sus simpatizantes hacia finales del siglo XIX y principios del XX con la expansión de teorías alternativas que buscaban explicar el proceso evolutivo. Por un lado las teorías de la ortogénesis y el lamarckismo tenían una visión progresista y lineal apoyada principalmente en el desarrollo embrionario y en el registro fósil y, por otro, la nueva teoría de la mutación, que argumentaba que las nuevas especies se formaban por la aparición de grandes cambios en los caracteres, debido a perturbaciones en el germoplasma de los individuos (Bowler 2003).

El surgimiento de la síntesis neodarwiniana

Entre la lucha que las ideas evolutivas libraban para imponerse, la que parecía estar ganando la batalla a inicios del siglo XX era la teoría de la mutación, que gozaba de un fuerte apoyo experimental de la nueva ciencia de la herencia mendeliana. Sin embargo, al intentar desbancar al neodarwinismo, los genetistas por fin empezaron a ver que la teoría de la selección natural y la herencia mendeliana en realidad eran complementarias (Provine 1971). Entre ellos, podemos destacar el papel de T. H. Morgan y su equipo, con sus experimentos en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* que, al descubrir que el ambiente tenía un efecto azaroso sobre las mutaciones en sus objetos de estudio y que el proceso evolutivo necesitaba una guía externa, formaron el primer puente para vincular cabalmente darwinismo y mendelismo (Bowler 1988).

Con los avances en la genética se resolvieron dos de los problemas que, como vimos anteriormente, el darwinismo tenía: la concepción de mezcla de los caracteres parentales y el origen de la variación individual. La solución vino con las teorías de la herencia particulada de G. Mendel y la cromosómica de la herencia de Morgan y su grupo, respectivamente. La primera demostró que las mutaciones, ahora vistas como pequeñas en alcance, no se diluyen al pasar a los descendientes sino que se transfieren íntegramente. La segunda, con su énfasis en la ubicación cromosómica de los genes en la célula nucleada, explicaba por qué se genera la variación individual en la formación de los gametos: la recombinación de las cromátidas en la meiosis. De esta manera, se logra la fusión entre darwinismo y mendelismo para explicar que los organismos con pequeñas mutaciones ventajosas, tienen más probabilidades de reproducirse y de incrementar sus frecuencias alélicas en la población al paso de las generaciones, lo que permite que la evolución

adaptativa sea impulsada lenta y gradualmente por la selección natural.

Sin embargo, faltaba sacar estas explicaciones del aislamiento en el laboratorio y ejemplificarlos en campo. Serían los genetistas de poblaciones R. A. Fisher y J. B. S. Haldane en Inglaterra y S. Chetverikov en Rusia, los que apoyarían esta idea con base en modelos matemáticos que diseñaron para entender cómo operaba la fuerza de la selección natural sobre pequeños caracteres ventajosos en los individuos que exhibían herencia mendeliana en poblaciones naturales. Por otra parte, el estadounidense S. Wright se enfocó más en la reproducción endogámica, la deriva génica y el papel que estos procesos juegan en la evolución.

El trabajo de Fisher es inaugural entre los forjadores de la genética de poblaciones. Aunque empezó a publicar sobre el tema desde 1918, fue hasta su obra *The Genetical Theory of Natural Selection* en 1930 que demuestra la ineffectividad de la herencia mezclada, con lo que contribuye a desechar las teorías de la ortogénesis, el lamarckismo y el saltacionismo mutacionista original (Gould 2002) como explicaciones de mecanismos evolutivos. Fisher fue un férreo defensor de que cualquier nueva ventaja selectiva, por mínima que fuera, iba a propagarse lentamente en las poblaciones mendelianas de gran tamaño hasta llegar a volverse común. Para él la selección natural opera sobre grandes masas de individuos que se entrecruzan al azar (panmixis), cambiando las frecuencias alélicas de manera filética con el transcurso de las generaciones reproductivas; este es el modelo clásico que adoptaron los biólogos sintéticos y que T. Dobzhansky identificó eventualmente como la teoría de la mutación-selección (Dobzhansky 1980).

Si bien la contribución de Haldane para la genética de poblaciones suele centrarse en su obra *The Causes of Evolution* de 1932, para aquel entonces ya llevaba nueve artículos publicados sobre la cuantificación de la teoría de selección natural actuando sobre poblaciones naturales de tamaño mediano y lo que implicaba para la evolución (Provine 1971). Además, a diferencia de Fisher, Haldane sí encontró lugar para la ortogénesis y el saltacionismo dentro de la reconciliación entre darwinismo y mendelismo, aunque de manera limitada (Gould 2002).

En Rusia, donde las investigaciones genéticas de laboratorio fueron respaldadas con estudios en poblaciones naturales desde el comienzo, Chetverikov llegó a las mis-mas conclusiones que Fisher y Haldane, las cuales publicó en ruso y en una revista de circulación local en 1926. Sin embargo, el problema de la persecución política, exclusión académica o encarcelamiento de los principales genetistas soviéticos (acusados de científicos burgueses) y la celosa distancia política e intelectual que se generó entre la

U.R.S.S. y los países occidentales ocasionaría que no se conociera ampliamente el trabajo de la escuela rusa en esa época (cf. Adams 1980; Dobzhansky 1980).

Aunque a Wright se le considera como uno de los desarrolladores occidentales de la teoría matemática de la selección natural, lo cierto es que su propuesta fue la teoría del balance cambiante de la evolución (*shifting balance theory of evolution o SBTE*) que tiene más mérito original del que la historia sintética de la biología le ha dado, pues aporta justamente una visión diferente a los demás genetistas de poblaciones: que el proceso evolutivo no se debe exclusivamente a la acción de la selección natural actuando sobre pequeñas mutaciones ventajosas. Formado enteramente en biología, Wright ha sido uno de los pocos científicos de nuestra área que pudo entender los problemas de la evolución y traducirlos en fórmulas matemáticas. Esto le motivó a escribir *Evolution in Mendelian Populations* en 1931, que posiblemente debido su entramado desarrollo cuantitativo pasó casi desapercibido. Esto lo llevó a preparar una nueva versión sintetizada, verbal y cualitativa de su trabajo el cual presentó en 1932 en el Congreso Internacional de Genética bajo el título *The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution* (Provine 1986).



Fig. 2. Sewall Wright, Motoo Kimura y Tomoko Ohta (tercero, cuarto y quinto, respectivamente, de izquierda a derecha). Conferencia sobre Genética en Japón, 1968. (<http://www.harvardsquarelibrary.org/unitarians/wright-sewall.html>) Biblioteca de la Univ. Harvard, Cambridge, USA.

En este escrito, comprensible para los demás biólogos, dejó una de las contribuciones por las que más se le recuerda, la concepción del paisaje adaptativo (cf. Iturbe 2010). En esta visión, el ambiente se convierte en un arreglo de picos y valles, donde los picos corresponden a áreas de mayor adaptación y los valles a zonas desadaptadas, de tal forma que cada especie se encuentra normalmente ocupando uno de estos picos. En esta situación, la selección estabilizadora elimina cualquier variación individual que no cumpla con los estándares que le permiten permanecer ahí. Sin embargo, nos dice Wright, es posible que, al

ser una especie un conjunto de individuos, lo más seguro es que éstos se reproduzcan con aquellos que están más cerca, lo que crea un reordenamiento en subpoblaciones pequeñas que se reproducen endogámicamente (a diferencia de las poblaciones grandes y panmícticas postuladas por Fisher). Ahora bien, aunque es cierto que este comportamiento reproductivo podría causar el desajuste de la especie y hacer que varias subpoblaciones caigan del pico adaptativo, lejos de llevarla inmediatamente a la extinción, la reproducción endogámica saca a relucir en cada subpoblación una nueva combinación de estados de carácter (por la acumulación de los alelos recesivos) de manera rápida. Una vez estando en los valles a la “deriva”, las subpoblaciones ya no están sujetas a la selección y dependen del azar para encontrar un nuevo pico adaptativo del cual sean aptos y así subir a él por presiones de selección, o en todo caso extinguirse. De esta forma se explica la especiación como el cambio de un pico adaptativo a otro gracias a la reconfiguración de estados de carácter debido a la endogamia (Wright 1932). Debido a que son las interacciones en los alelos los que crean los nuevos patrones de variación, el nombre más correcto para denominar a este estado es deriva alélica, y no génica, como suele llamarse (Iturbe 2010).

Durante la década de 1930, tuvo lugar la primera fase de la Síntesis, llamada también por “constricción” (Gould 2002), caracterizada por la unificación del mendelismo con el darwinismo gracias a la teorización matemática de los genetistas de poblaciones, enmarcada en una pluralidad de ideas en lo concerniente a la evolución no adaptativa. La publicación del libro de Dobzhansky en 1937, *Genetics and the Origin of Species*, fue la gran inspiración para el desarrollo de la Síntesis Evolutiva, pues consiguió emplear los argumentos teóricos provenientes de la teoría matemática de la genética de poblaciones, acercándolos a importante evidencia experimental y ofrecer explicaciones a problemas de interés para los naturalistas, tal como la especiación (Ayala y Fitch 1997).

Partiendo de la metáfora del paisaje adaptativo de Wright, Dobzhansky examina la diferenciación de las poblaciones locales que lleva a la separación de razas o especies. La subdivisión de una especie en poblaciones aisladas, más el tiempo que permita el suficiente número de generaciones (en función del tamaño efectivo de la población) para que se fije nueva variación, es lo que se necesita para la formación de una nueva especie. Esto no sucedería sino hasta que, de acuerdo con su novedoso concepto biológico de especie (también tomado de Wright), se establezcan las barreras reproductivas, incluso, sin la participación de la selección natural. Tanto la deriva génica como la selección podían jugar el papel principal en el proceso evolutivo en

diferentes momentos, por lo que era más probable que hubiera un balance entre estos dos factores en la especiación. No obstante, con el paso del tiempo, las explicaciones de Dobzhansky se fueron deslindando de la SBTE (Provine 1986).

Establecimiento y endurecimiento de la síntesis neodarwiniana

La teoría sintética pronto pasaría a una segunda fase de consolidación en la cual diferentes disciplinas biológicas adecuaron sus propuestas a las explicaciones genéticas presentadas en *Genetics and the Origin of Species* e hicieron avances a partir de éstas. Así, junto al de Dobzhansky, los nombres de E. Mayr, J. Huxley, G. G. Simpson y G. L. Stebbins son reconocidos entre los forjadores de la teoría sintética a partir de sus publicaciones originales entre 1942 y 1950. Sin embargo, la síntesis transitó rápidamente, incluso desde ese mismo periodo, de la aceptación inicial de formas de evolución no adaptativa, además de la evolución guiada exclusivamente por selección natural, a un estado de “endurecimiento” (Gould 1980) o “por consenso limitado” (Gould 2002) cuando una ola de reediciones a los libros origi-



Fig. 3. T. H. Huxley junto a su nieto Julian en 1893. Ambos son reconocidos defensores de la teoría de la evolución por selección natural. En su obra *Evolución: la Síntesis Moderna*, J. Huxley dio el nombre con el que el pasaría a conocerse el neodarwinismo posterior al Congreso de Princeton de 1947. (<http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tom&julien-72.jpg>) Imagen de dominio público tomada de Wikimedia Commons. Subida a la página por Macdonald-Ross.

nales y nuevas publicaciones de los biólogos sintéticos trató de establecer un programa adaptacionista para la explicación de la evolución. Veamos los casos más significativos: Mayr y Simpson.

En *Systematics and the Origin of Species* de 1942, Mayr se centró en investigar cómo las diferencias geográficas afectaban a las poblaciones naturales hasta formar barreras de aislamiento reproductivo contra los alelos externos de esa población (Cachón-Guillén 2008). El trabajo de Mayr, quien tenía poco conocimiento de los mecanismos de la herencia durante aquella época, se basó únicamente en el libro de Dobzhansky, en el cual la teoría de Wright aparecía simplificada. No leer a Wright directamente y malinterpretar algunos detalles de lo leído en Dobzhansky le impidieron entender cabalmente la *SBTE* y eventualmente a menospreciar el trabajo de Wright (Provine 2004), único entre los forjadores de la genética de poblaciones que hacía énfasis en interacciones génicas en vez del remplazo de un alelo por otro en las poblaciones (Provine 1971), es decir, el mero cambio en las frecuencias alélicas. No fue sino hasta la década de 1950, gracias a B. Wallace que Mayr por fin aprendió la genética moderna, diferente de la que él recordaba haber leído de Fisher y Haldane o presuntamente de Wright (a través del libro de Dobzhansky). El aprendizaje que tuvo sobre los efectos pleiotrópicos de los genes y la herencia poligénica le sirvió para desarrollar una de sus ideas más originales: la teoría de las revoluciones genéticas, con la cual creía que había logrado entender la especiación a partir de pequeñas poblaciones fundadoras, periféricamente aisladas (Provine 2004). Sin saberlo, debido a su aversión por los genetistas de bolsa de frijoles (término utilizado para denostar a aquellos que presuntamente pensaban que a cada carácter le correspondía un alelo distinto), entre los cuales Mayr incluía a Wright, su idea de las revoluciones genéticas era similar a lo que el biólogo estadounidense había propuesto veinte años atrás sobre el efecto de la reproducción endogámica en el establecimiento de nuevas interacciones alélicas que causaban la aparición de nuevos caracteres en las pequeñas subpoblaciones aisladas. Fue hasta la década de 1980 que Mayr alcanzó a comprender su error y rectificándose a sí mismo nominó a Wright al premio científico Balzan de 1985 (Provine 2004).

Antes de *Tempo and Mode in Evolution* de Simpson, publicado en 1944, la mayoría de los paleontólogos eran ortogenetistas o saltacionistas (Gould 2002; Cachón-Guillén 2008). De hecho, la paleontología había sido relegada del debate evolutivo por ser considerada más cercana a la geología que a la biología y por aquella afirmación no probada de Lyell y Darwin de que el registro fósil estaba incompleto y que los paleontólogos que apoyaban a la selección natural como

mecanismo evolutivo debían encontrar las secuencias que demostraran el proceso gradual de la evolución adaptativa. El papel que Simpson jugó en la síntesis fue el de establecer argumentos de consistencia al extrapolar la evidencia de los pequeños procesos genéticos poblacionales a los patrones observados en el registro fósil; es decir, que la microevolución conduce a macroevolución (Gould 1980). Según los paleontólogos S. J. Gould y N. Eldredge (1977), el título del libro indica lo que Simpson creía que la paleontología podía aportar a la teoría sintética: el estudio observable de los rangos de evolución o *tiempo* y

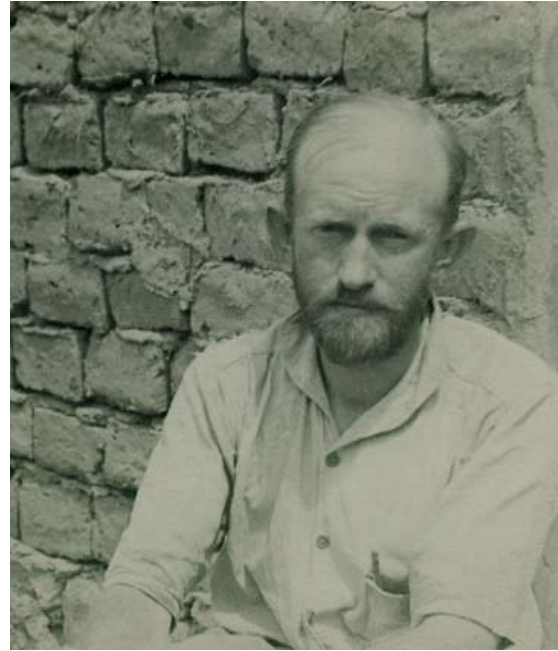


Fig. 4. G. G. Simpson, autor de *Tempo and Mode in Evolution*, junto con T. Dobzhansky y E. Mayr forjaron el escudo protector de la Síntesis Neodarwinista. (http://people.ucsc.edu/~laporte/simpson/Photo_Album.html) Univ. California. Santa Cruz, USA.

la inferencia de los probables tipos de cambio a partir de la distribución de los rangos o *modo*. Así, Simpson interpreta los datos paleontológicos a la luz de la genética de poblaciones e identifica tres velocidades a las que ocurre la evolución: braditélica, horotélica y taquitélica, que están asociados a tres modos en los que procede la evolución: especiación, evolución filética y evolución cuántica (Simpson 1944).

Para Simpson, la especiación, que equivalía al simple reacomodo de caracteres en una nueva población aislada, no era de importancia para lograr el patrón de cambio adaptativo continuo que se aprecia en el registro fósil. Este patrón sólo podía estar marcado por el tipo de evolución filética, que muestra cómo en los linajes van apareciendo nuevas adaptaciones a lo largo del tiempo, en relación al tipo de ambientes que los estratos geológicos indican (Gould 1980). Además, para explicar las anomalías o huecos que hay en el registro fósil y el origen de taxones



Fig. 5. De izquierda a derecha: Daniel I. Axelrod, Theodosius Dobzhansky, E.B. Ford, Ernst Mayr, Alfred E. Emerson, Julian Huxley, A.J. Nicholson, Everett C. Olson, C. Ladd Prosser, G. Ledyard Stebbins, Sewall Wright. Noviembre 25, 1959. Celebración del Centenario de la publicación del *Origen de las Especies*, Archivo de la Universidad de Chicago. (<http://www.lib.uchicago.edu/e/webexhibits/DarwinCentennial/>) Special Collections Research Center, University of Chicago Library., USA.

linneanos superiores, como familias, órdenes o clases, Simpson desarrolló la teoría de la *evolución cuántica*, misma que él consideraba su aportación más importante y especulativa (Simpson 1944). Este modo de evolución consta de tres fases: la primera, no adaptativa, donde la población pierde el equilibrio ancestral; otra, preadaptativa, porque hay una fuerte presión de selección que impulsa a la población a un nuevo equilibrio; y por último, una adaptativa, una vez que la población ha alcanzado un nuevo equilibrio. Así, una población pequeña, ya sea por un ambiente inestable o fijación de mutaciones no adaptativas, puede pasar rápidamente por un periodo de desequilibrio, tras el cual, si no se extingue, llegará a un equilibrio nuevo y diferente del inicial (Cachón-Guillén 2008). Es evidente cierta influencia de la SBTE en la teoría de evolución cuántica, al menos en lo que respecta a las poblaciones pequeñas en deriva génica que pasan de un pico a otro.

En los años siguientes, sin embargo, Simpson cambió de postura respecto a la importancia de la evolución cuántica, lo cual, en opinión de Eldredge (1995), pudo deberse a una severa crítica de Wright a *Tempo and mode* en la que señalaba malinterpretaciones de Simpson sobre la SBTE y la deriva génica. De acuerdo con este argumento, Simpson no habría recibido serenamente la crítica y decidió relegar la evolución cuántica a un papel secundario y apenas testimonial en unas cuantas páginas de la reedición de su libro, en 1953, ahora llamado: *Major Features of Evolution*. Gould también señaló (1980) que, en esa transición entre ediciones del libro, la evolución cuántica dejó de ser el modo más importante

de Simpson y se convirtió en un mero nombre para designar a la evolución filética adaptativa cuando ésta procede a rápida velocidad.

Así, con las distintas contribuciones de los biólogos sintéticos a la teoría de la evolución terminó por formarse el escudo protector de la síntesis, compuesto por la genética, la sistemática y la paleontología (Gould 2002). Este escudo terminó por consolidarse en el simposio internacional de evolucionistas, organizado por el pleno de los sintéticos, que tuvo lugar en Princeton, New Jersey, en enero de 1947. Allí, finalmente se llegó a un consenso sobre lo que se convirtió en el núcleo teórico de la Síntesis Neodarwinista: (1) que la evolución lenta y gradual se explica a partir de la variación debido a mutaciones y recombinación meiótica y el ordenamiento de toda esta variación por la selección natural, y (2) que la especiación y la macroevolución (el origen de nuevos taxones linneanos superiores) pueden explicarse con los mecanismos genéticos conocidos (Mayr 1980). El nombre del movimiento intelectual se derivó del libro integrador de J. Huxley *Evolution: The Modern Synthesis*.

No obstante, la legitimidad de este consenso intelectual puede ser cuestionado, toda vez que una de las tres personalidades que aportaron sus ideas en la construcción de la estructura original de la Síntesis Evolutiva, el ahora incómodo y erróneamente percibido como evolucionista no adaptacionista Wright, no fue invitado al evento por los organizadores. Por supuesto tampoco fue invitada la pléyade de científicos de todas las disciplinas biológicas que seguían manteniendo ideas lamarckianas, saltacionistas u ortogeneístas.

Incluso una segunda reunión organizada por Mayr y el historiador de la biología evolutiva W. Provine, realizada en mayo y octubre de 1974 encaminada a entender históricamente las contribuciones llevadas a cabo por los evolucionistas sintéticos, así como el origen de la propia síntesis, tuvo el mismo defecto. Se excluyó deliberadamente a Wright a pesar de que hubo voces que abogaron por la importancia de su asistencia (Gould 2002). Hay que recordar que para esa época Mayr todavía cuestionaba la trascendencia de los genetistas de poblaciones en la síntesis, por ignorar el trabajo de Wright. Es algo inquietante apreciar cómo en el libro que se publicó con motivo de esas discusiones hay menciones, pero no hay un tratamiento especial de Wright o de la SBTE.

Para Provine (1980), el movimiento intelectual de afirmación de la teoría genética de la selección natural que tuvo lugar de 1937 a 1950, visto desde la perspectiva de la reunión de 1974, representó distintas cosas para diferentes científicos: una deducción lógica, un intento de remoción de barreras de entendimiento entre distintos campos de la biología o la elaboración de un consenso evolucionista. Sin embargo, un vistazo a la historia de la teoría evolutiva nos revela que para el centenario de la publicación de *El Origen de las Especies*, ya se había asentado un programa altamente adaptacionista lo que provocó el advenimiento de nuevas teorías revolucionarias disidentes (la teoría de endosimbiosis en serie, la teoría neutralista de la evolución molecular y la teoría del equilibrio puntuado) que si bien no suplantaron a la Síntesis, sí abogaron por explicaciones alternativas no adaptacionistas. Esto es indicativo de que una explicación completa del proceso evolutivo aún no ha sido alcanzada. Muestra de ello es que el tercer problema original del darwinismo, la discontinuidad morfológica del registro fósil, nunca pudo ser resuelto satisfactoriamente por la teoría sintética.

Agradecimientos

A Fernando Pérez Cervantes, por discutir siempre estos temas con nosotros.

Este trabajo forma parte de la investigación de tesis de Nelly Salas.

REFERENCIAS

- Adams, M.B. 1980. Sergei Chetverikov, the Kol'tsov Institute, and the evolutionary synthesis. . En: Mayr E. y Provine, W.B. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Ayala, F.J. y Fitch, W.M. 1997. Genetics and the origin of species: An introduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7691-7697.
- Bowler, P.J. 1983. *The Eclipse of Darwinism*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Bowler, P.J. 1988. *The Non-Darwinian Revolution*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Bowler, P.J. 2003. *Evolution. The History of an Idea*. Univ. California Press, Berkeley.
- Cachón-Guillén, V. 2008. *La Teoría del Equilibrio Puntuado y el Neodarwinismo: Historia de una Controversia Científica*. Limusa, México, D. F.
- Darwin, C. 1859. *El Origen de las Especies por Medio de la Selección Natural o la Preservación de las Razas Favorecidas en la Lucha por la Vida*. UNAM, México, D.F.
- Dobzhansky, T. 1980. The birth of the genetic theory of evolution in the Soviet Union in the 1920s. . En: Mayr E. y Provine, W.B. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge..
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*. Citado en: Cachón-Guillén V. 2008 *La Teoría del Equilibrio Puntuado y el Neodarwinismo: Historia de una Controversia Científica*. Limusa, México, D.F.
- Gould S.J. 1980. G. G. Simpson, paleontology, and the modern synthesis. . En: Mayr E. y Provine, W.B. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Gould S.J. 2002. *La Estructura de la Teoría de la Evolución*. Tusquets, Barcelona.
- Gould S.J. y Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3:115-159.
- Iturbe U. 2010. Adaptaciones y adaptación biológica, revisadas. *eVOLUCIÓN* 5(1):5-12.
- Mayr E. 1980. Prologue: some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. En: Mayr E. y Provine, W.B. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Provine, W.B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Provine, W.B. 1980. Epilogue. En: Mayr E. y Provine, W.B. *The Evolutionary Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Provine, W.B. 1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Provine, W.B. 2004. Ernst Mayr: genetics and speciation. *Genet. Soc. Am.* 167: 1041-1046.
- Simpson G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth Internatl. Cong. Genet.* 1: 356-366.

Información de los Autores

Nelly Salas es estudiante de la Licenciatura en Biología. Sus intereses giran entorno a la estructura y coherencia de las teorías evolutivas y al origen de las ideas científicas.

Ulises Iturbe es biólogo y candidato al grado de doctor. Es Profesor Investigador Asociado, UAEH, México. Sus intereses profesionales se centran en la historia de la biología, particularmente de la evolución, la estructura de las teorías evolutivas, y el origen y evolución temprana de la vida. Imparte las cátedras de Historia de la biología, Evolución, Biología de procariontes y Teorías evolutivas contemporáneas (UAEH). Es miembro de *ISSOL-The International Astrobiology Society*. Es editor asociado de *Herreriana, revista de divulgación de la ciencia*, que edita la UAEH (<http://www.uaeh.edu.mx/campus/icbi/investigacion/biologia/herreriana.htm>).

Una posible aplicación de la teoría de conjuntos difusos a la taxonomía biológica

Juan Miguel Suay Belenguer

Calle El de Pagan, 44, 03550 - San Juan de Alicante (Alicante). E-mail: jm_suay@yahoo.com

RESUMEN

Los sistemas clasificatorios han desempeñado un decisivo papel en el desarrollo de las ciencias, y especialmente en las ciencias biológicas, mediante el uso de la teoría clásica de conjuntos y diversos conceptos tomados de la mereología. Se suele aducir que cualquier clasificación resulta demasiado rígida y estática frente a la diversidad de los organismos vivos y el carácter dinámico de su evolución. En este trabajo se sugiere una posible aplicación de la teoría de conjuntos difusos para dar cuenta de estas dos cuestiones, ambas de gran importancia en taxonomía biológica. *eVOLUCIÓN* 6(2): 29-43 (2011).

Palabras Clave: Taxonomía, Evolución, Fenetismo, Conjuntos difusos.

ABSTRACT

Classification systems have carried out a crucial role in scientific development, especially in biological sciences, by means of classical set theory and several concepts taken from mereology. It is used to claiming that any classification happens to be much too rigid and static when compared with the living organisms' diversity and the dynamic status of their evolution. In this paper a feasible application of fuzzy sets theory is suggested to account for these two issues, both of them of great importance in biological taxonomy. *eVOLUCIÓN* 6(2): 29-43 (2011).

Key Words: Taxonomy, Evolution, Feneticism, Fuzzy sets..

INTRODUCCIÓN

La **taxonomía** es la parte de la biología que se encarga de describir y clasificar la diversidad de los seres vivos. Al contrario que en química, por ejemplo, que solo son objeto de estudio no más de cien elementos químicos, el objeto de estudio de la biología es de una gran variedad de organismos vivos. Esta biodiversidad de la vida obliga a agrupar los organismos de una manera que se pueda abordar su estudio de manera sistemática. Por lo tanto la taxonomía en palabras del paleontólogo G. G. Simpson (1902-1984) es "la teoría y práctica de delimitar tipos de organismos y clasificarlos" (citado en Mayr 2005, p. 146).

Las primeras clasificaciones lógicas se encuentran en las obras de Aristóteles y Teofrasto hacia el 330 A.C. (González Bueno 1998, pp. 10-17). El método de clasificación empleado es el denominado descendente, que consiste en dividir grupos grandes en subgrupos, mediante el método aristotélico de la división lógica (dicotomía). Los animales pueden tener sangre caliente o no, por lo que tendremos dos grupos, los de sangre caliente los podemos dividir a la vez los podemos dividir en los que tienen pelos o pluma (mamíferos y aves) que a su vez se puede subdividir siguiendo este proceso de dicotomía, hasta llegar al ser vivo que se quiere clasificar. Este sistema presentaba varios inconvenientes, ya que se basaban en la

discriminación de un atributo o rasgo distintivo, elegido arbitrariamente, es por ello por lo que se conocen como sistemas artificiales de clasificación. A finales del siglo XVIII el naturalista sueco Carl Linneo (1707-1778), que en un principio utilizó la clasificación descendente, considera que utilizar un sistema de clasificación descendente es más natural (González Bueno 1998, pp. 28-36). Si agrupamos los seres vivos que se observan en la naturaleza en clases (taxones) según un grado de similitud. A su vez estos taxones, por su similitud, se agrupan en un taxón superior formando un segundo nivel, continuando así hasta elaborar toda una jerarquía. Esta clasificación fue refinándose a lo largo de los años, con la incorporación de criterios cada vez más naturales, es decir afinando más los caracteres distintivos de las especies, elegidos de manera sistemática más que por un simple criterio arbitrario. La aparición de los sistemas clasificatorios filogenéticos o evolutivos que veremos posteriormente, supuso un nuevo enfoque en la utilidad de la taxonomía, ya no era una mera forma de tener ordenados los seres vivos, era una forma de desentrañar el origen de los mismos ilustrando así los modelos evolutivos.

Una de las dificultades semánticas y conceptuales con que se encuentra la taxonomía a la hora la clasificar, describir y delimitar un conjunto de organismos, suele estar relacionado

con lo que se conoce como *el problema de la especie* (Mayr 2005, pp. 146-152; Ruse 1979, pp. 153-169). Durante años se manejó el **concepto tipológico de especie**, que no era más que agrupar a los organismos que presentaban características morfológicas visibles similares, es decir que tenían la misma esencia. Además cada especie se mantenía constante en el tiempo y en el espacio. Esta definición de especie fue a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX, abandonada, ya que, en 1859, Charles Darwin (1809-1882), publica su *Origen de las Especies*, demostrando el carácter dinámico de los seres vivos, y por lo tanto de las especies, además Darwin demostraba que las especies están compuestas por poblaciones, y estas varían de un sitio a otro, encontrándose además que dentro de cada población hay variaciones entre individuos. Dado que para delimitar especies no bastaba con un criterio puramente morfológico, se buscó otro criterio diferente para delimitar las mismas: el aislamiento reproductivo de las poblaciones, promulgado por el biólogo y zoólogo alemán Ernst Mayr (1904–1985) es el conocido **concepto biológico de especie**:

“una especie es un conjunto de poblaciones naturales capaces de cruzarse unas con otras, y aislado reproductivamente (genéticamente) de otros grupos similares por barreras fisiológicas o de comportamiento”. (Mayr 2005, p. 147)

Por lo tanto la razón biológica de que existan especies es evitar los cruzamientos entre individuos incompatibles.

Existen otros conceptos de especie, como el **concepto evolutivo de especie**, muy defendido por los paleontólogos, que establece que, una

especie es una línea de descendencia (linaje) de poblaciones u organismos que mantienen su identidad de otros linajes y que poseen sus propias tendencias históricas y evolutivas. Este concepto difiere del concepto biológico de especie, en que el aislamiento genético actual más el potencial, es el criterio para el reconocimiento de la misma. Además considera que ante la existencia de barreras geográficas o biológicas, el flujo genético entre las mismas será tan bajo que se producirá una divergencia genética. Según el **concepto filogenético de especie**, se entiende por especie a cualquier grupo de organismos en el cual todos los organismos comparten un único carácter derivado. Si este concepto fuera utilizado rigurosamente, poblaciones locales aunque ubicadas cercanamente entre sí, serían consideradas especies diferentes debido a que cada población puede tener variantes genéticas únicas.

En ocasiones puede haber una cierta confusión entre lo que es una especie compuesta por entidades biológicas reales y lo que es el nombre de la categoría o taxón como unidades de clasificación, Mayr distingue al respecto:

“El concepto de especie es la definición biológica del término tan como se ha tratado anteriormente. La categoría especie es un nivel concreto de la jerarquía linneana, que es la jerarquía tradicional de ordenación de los organismos. Cada nivel de esta jerarquía (Reino, Phylum, Clase, Orden, Familia, Género y Especie) constituye una categoría. Para comprobar si una población merece la categoría de especie, se comprueba si se ajusta a la definición de especie biológica. Los taxones que llamamos especies son poblaciones concretas o conjuntos

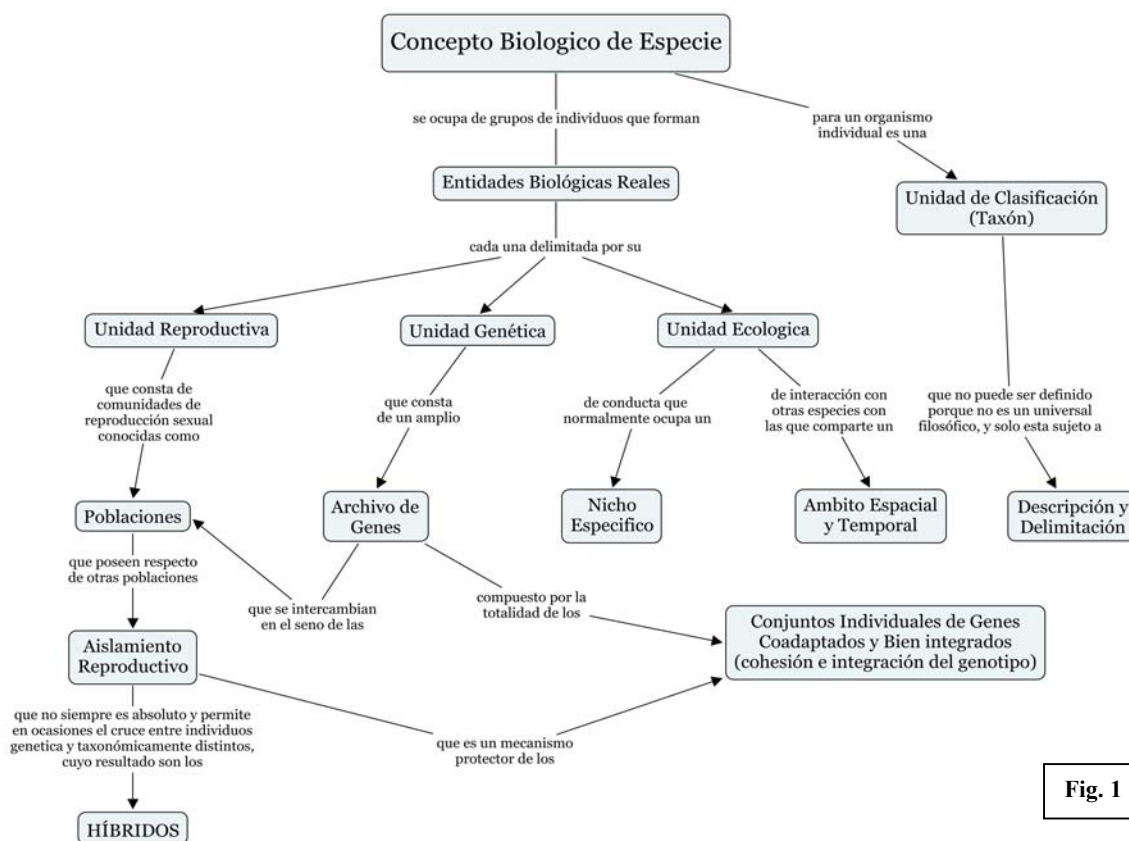


Fig. 1

de poblaciones, que se ajustan a la definición biológica de especie. Son casos individuales y por lo tanto no se pueden definir, solo describir y delimitar unos de otros”. (Mayr 2005, pp. 151-2)

Estas ideas se pueden resumir en el mapa conceptual mostrado en la Fig. 1.

Taxonomía evolutiva

Una vez delimitado que es una especie se deben fijar los criterios de clasificación taxonómica de las mismas, pero es importante, si queremos extraer alguna consecuencia epistemológica, que dichos criterios sobrepasen los aspectos formales inherentes a toda clasificación, que analizaremos más adelante. La biología hoy en día no se concibe sin la teoría de la evolución, por lo tanto una clasificación debe fundamentarse y servir de ilustración de los mecanismos evolutivos de los seres vivos. En el capítulo XIV de *El Origen de las Especies*, Darwin establece un sistema de clasificación de las especies basado en los dos de los criterios fundamentales asociados a la evolución: **la genealogía** (la ascendencia común) y **el grado de similitud** (la cantidad de cambios evolutivos) entre los grupos de organismos.

“Al considerar esta teoría de clasificación hay que tener presente que el elemento genealógico ha sido universalmente utilizado al clasificar juntos los sexos, edades, formas dimorfas y variedades reconocidas de la misma especie, por mucho que difiera entre sí su estructura. Si extendemos el uso de este elemento genealógico - la única causa cierta de semejanza en los seres orgánicos conocida con seguridad-, comprendemos lo que significa sistema natural: este sistema es genealógico en su tentativa de clasificación, señalando los grados de diferencia adquiridos mediante los términos de variedades, especies, géneros, familias, órdenes y clases. Según esta misma teoría de la descendencia con modificación, la mayor parte de los hechos

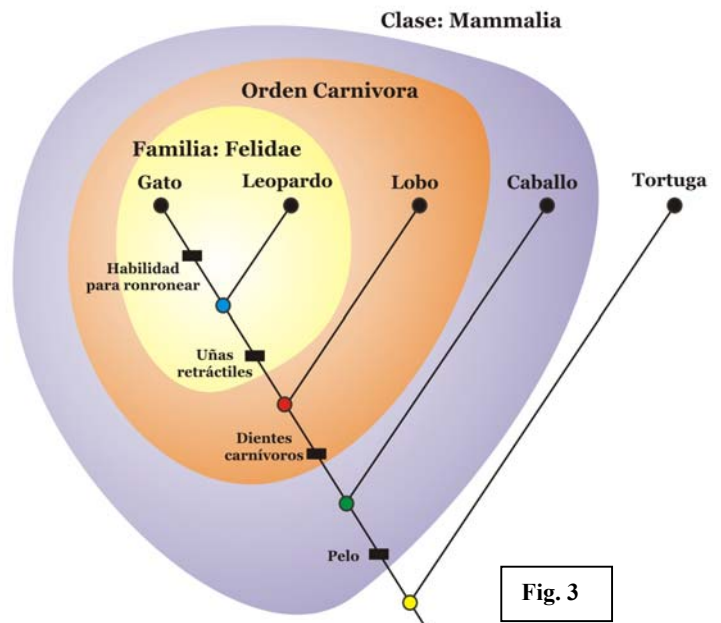


Fig. 3

principales de la morfología se hacen inteligibles, ya si consideramos el mismo plan desarrollado en los órganos homólogos de las diferentes especies de la misma clase, cualquiera que sea la función a que se destinen, ya si consideramos las homologías laterales o de serie en cada animal o vegetal”. (Darwin 1921, p. 106)

Darwin se dio cuenta que los organismos descendientes de un antepasado común deberían ser más semejantes entre ellos de lo que serían si no estuvieran relacionados. Si por una similitud accidental, una especie no relacionada se incluía dentro de un grupo o taxón, un análisis detallado de los caracteres o similitudes pondría en evidencia que no existe un antepasado común con las otras especies del taxón, por lo tanto podía ser eliminada del grupo. La teoría de la ascendencia común que desarrolló Darwin, implicaba que cada grupo diferenciado de organismos estaba formado por los descendientes del antepasado común más próximo. A los taxones de este tipo se los llama *monofiléticos* (ver Fig. 2). Por el contrario, un grupo que contiene algunos, pero no todos los descendientes del ancestro común más reciente, se denomina *parafilético*, y un grupo taxonómico que contiene organismos pero carece de un ancestro común se llaman *polifilético*. Así si el sistema de clasificación se basaba exclusivamente en el *monofiletismo* de los taxones incluidos, no era una buena clasificación, ya que no se tenía en cuenta el grado de diferenciación durante la divergencia filogenética. Todas las especies tienen entre sí antepasados en común de los cuales heredan las características que hoy poseen y por ello nos permiten relacionarlas (ver Fig. 3).

A este tipo de clasificación se le conoce como **clasificación darwiniana**. El procedimiento empleado por este tipo de clasificación es buscar entre los organismos características comunes, para después comprobar el *monofiletismo* de los

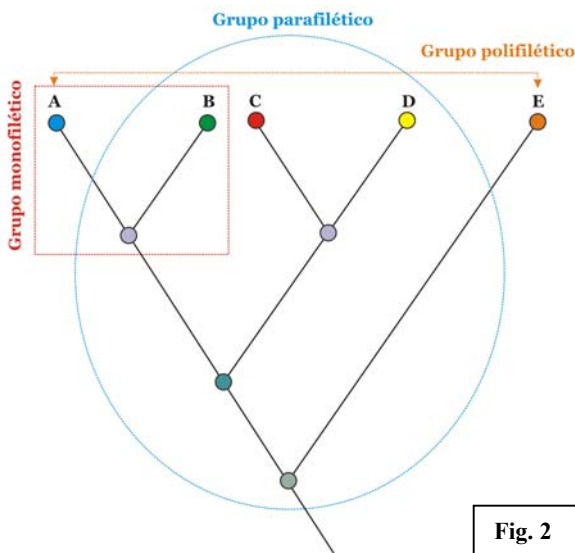


Fig. 2

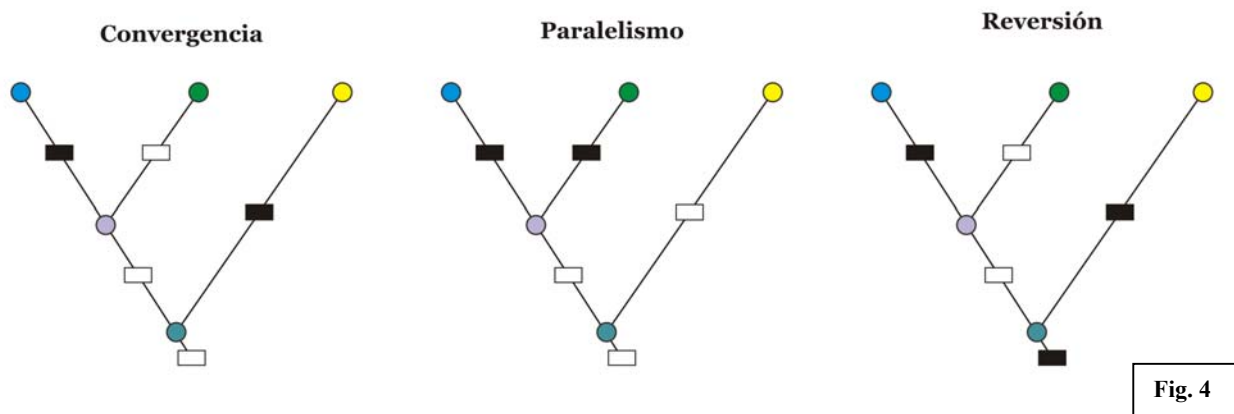


Fig. 4

grupos formados y así posteriormente encontrar su ordenación genealógica.

Para entender el papel de la similitud en la clasificación darwiniana, hay que introducir el concepto de **homología**. Se consideran homólogas las características de dos o más taxones que derivan filogenéticamente del mismo carácter (o de un carácter correspondiente) de su antepasado común más próximo (véase López Caballero y Pérez Suárez 1999, p. 51). La existencia de caracteres homólogos puede indicar una relación de parentesco entre las especies y taxones superiores. Pero no todas las similitudes entre organismos se deben a la homología. Hay cambios evolutivos, conocidas como **homoplasias**, que pueden dar resultados similares: la convergencia, el paralelismo y la reversión. La *convergencia* es la adquisición independiente del mismo carácter por linajes sin parentesco evolutivo, como por ejemplo la adquisición de alas por las aves y por los murciélagos. El *paralelismo* es la formación independiente de un carácter en dos linajes emparentados, debido a una predisposición genética para dicho carácter, aunque no se hubiera manifestado fonotípicamente en el antepasado común. La *reversión* es la pérdida independiente del mismo carácter avanzado de varios linajes de una filogenia. (Ver Fig. 4).

El análisis genealógico será el encargado de discriminar las similitudes en un grupo dado de organismos y eliminar de un taxón las especies o taxones superiores cuyas similitudes no se deban a la ascendencia común.

La clasificación darwiniana, fue la única existente hasta mediados del siglo XX, donde aparecieron dos nuevas metodologías basadas en aplicar tan solo uno de los criterios de Darwin: la **cladificación**, introducida Willi Henning, se basa en la genealogía (Henning, 1966). Por otro lado la **fenética numérica**, obra de P.H.A. Sneath y R.R. Sokal, se fundamenta en la similitud. (Sneath y Sokal 1963)

La **clasificación cladista** o **filogenética** considera que un taxón formará grupo con otro según su proximidad con un antepasado común. De acuerdo con esto, la identificación de las

unidades taxonómicas se basa en el reconocimiento de grupos monofiléticos (ver Fig. 5) que deben estar constituidos por una especie ancestral y todas las descendientes directas que comparten una serie de caracteres derivados. Se conoce como **plesiomorfia** al estado primitivo de un carácter, que se opone a la **apomorfia**, que es el estado derivado de dicho carácter. Las **apomorfias** a su vez se pueden subdividir en **sinapomorfias**, si están compartidas por dos o más grupos, y las **autapomorfias**, si sólo aparecen en un grupo (véase López Caballero y Pérez Suárez 1999, p. 48). Esto permite apreciar el grado de proximidad genealógica de los taxones. Esta clasificación presenta una serie de inconvenientes (Mayr 2005, pp. 162-164) que hacen que no haya podido sustituir a la clasificación darwiniana. Una de las críticas más importantes es que el cladismo solo considera un mecanismo de especiación, que no es otro que la separación de una especie ancestral en dos especies hermanadas, a pesar de existir otros procesos, además una vez separada la especie ancestral puede continuar existiendo. (Ruiz, y Ayala 2002, pp.141-147; Moreno 2008, pp. 251-268)

No obstante, según Mayrs si a uno le interesa solo la información filogenética esta es la más adecuada (Mayr 2005, p. 164), en otras palabras, la cladificación es tan legítima como la clasificación darwiniana, pero sus aplicaciones y objetivos son muy diferentes.

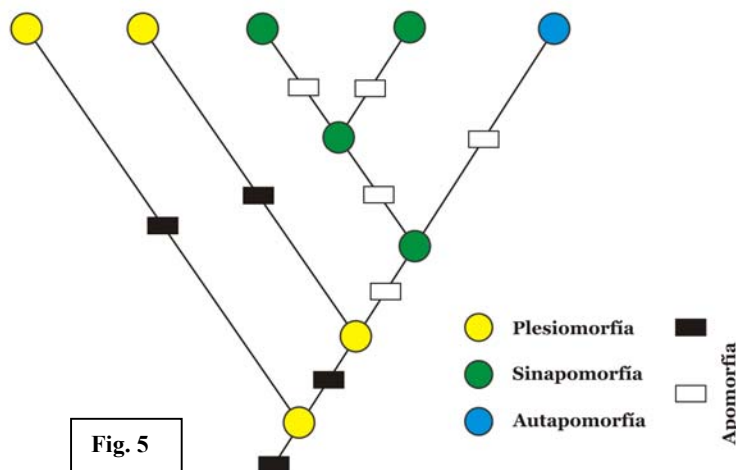


Fig. 5

La **fenética numérica** propone para evitar toda subjetividad y arbitrariedad, clasificando las especies por métodos numéricos en grupos que coincidan en un número de características conjuntas. Los fenetistas creen que los descendientes de un antepasado común comparten tal multiplicidad de caracteres que forman automáticamente taxones bien definidos. Este método de clasificación parte de las denominadas *Unidades Taxonómicas Operacionales* (UTO), que son las entidades a clasificar, que pueden ser organismos en sentido estricto, individuos representativos de especies, géneros, familias o simples abstracciones estadísticas de taxones de orden más elevado. A cada UTO, se le asigna una serie de *caracteres unitarios*, que pueden en ocasiones ser más de cien. Para comprobar la semejanza entre dos UTOs se disponen en una matriz de datos y se define una *coeficiente de similitud* o *disimilitud* y se calcula para cada par de UTOs, generando una *matriz de semejanza*. Ahora solo hay que agrupar los UTO, por semejanzas empleando procedimientos numéricos, uno de los más simples es la vinculación singular. Consiste en agrupar los UTOs que tiene el coeficiente de similitud más elevado posible, para luego rebajar por grados iguales al nivel de admisión. Por ejemplo (Ruse 1979, pp. 192-193), consideremos cinco UTO con la siguiente matriz de semejanza:

Coeficiente de similitud	UTO	
90	A-B	
80	A-B-C	D-E
50	A-B-C-D-E-F	

Es decir que A y B poseen un valor de similitud de 0,99, si comparamos A,B y C el valor es de 0,98, al igual que el D y el E. Los cinco se agrupan en un valor de 0,80. Los resultados se representan en el denominado **fenograma** o **dendrograma**, en el que en el eje vertical se representa el coeficiente de similitud. Cuando dos UTOs tienen un coeficiente que exige la agrupación conjunta se juntan las líneas descendientes, así el del ejemplo se puede ver en la Fig. 6.

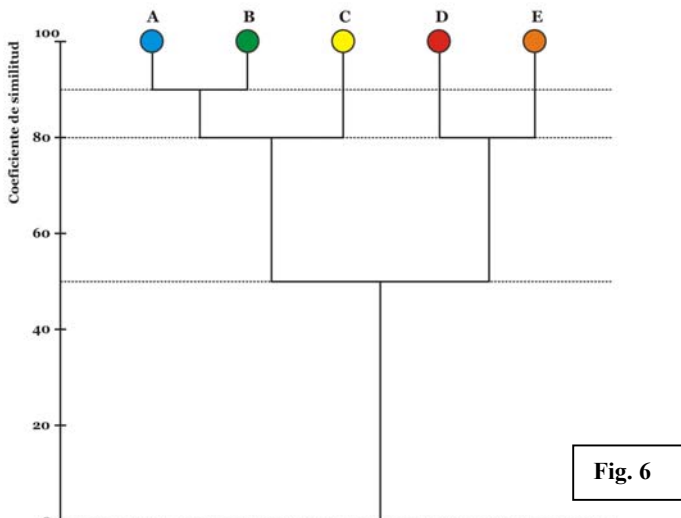


Fig. 6

La crítica más importante que se ha realizado contra la fenética, es en palabras de Mayr:

“Se trata de un método muy laborioso que exige el análisis de grandes cantidades de caracteres (más de 50 y mejor más de 100). Concede la misma importancia a caracteres de diferente importancia taxonómica. Carece de metodología para asignar niveles a los taxones. Con sus métodos de obtienen diferentes clasificaciones cuando se utilizan diferentes conjuntos de caracteres.” (Mayr 2005, pp. 160-161)

Las diferencias entre estas tres escuelas taxonómicas se pueden resumir en el siguiente cuadro (López Caballero y Pérez Suárez 1999):

ATRIBUTOS	DARVINISTA	CLADÍSTICA	FENÉTICA
Criterio clasificatorio	Genealogía Similitud	Genealogía	Similitud global
Semejanza evolutiva	Solo homologías	Solo apomorfias	Todos los tipos ^(*)
Peso de los caracteres	Usado	Generalment e no usado	No usado
Homología	Muy importante	De importancia capital	No considerada
Transformación del árbol en una clasificación	La clasificación refleja tanto modelos de ramificación como grados de diferencia entre taxones	La clasificación muestra precisamente modelos de ramificación o cladogramas.	Sin reglas generales, para delimitar los taxones se escogen niveles arbitrarios de semejanza/desejanza global.

(*) Apomorfias, Plesiomorfias y Homologías

Consideremos la filogenia representada en la Fig. 7, las distintas escuelas taxonómicas clasificarán las especies actuales de la manera que se muestra en la Fig. 8.

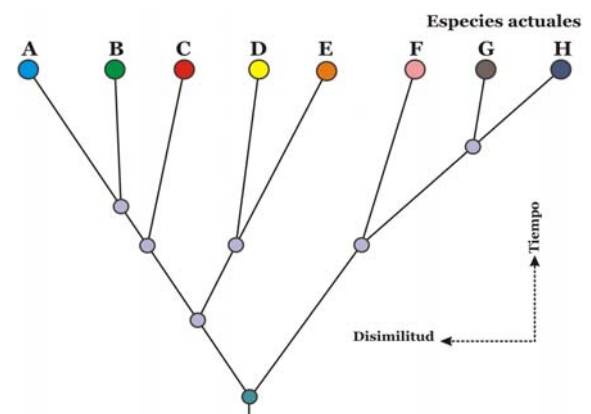


Fig. 7

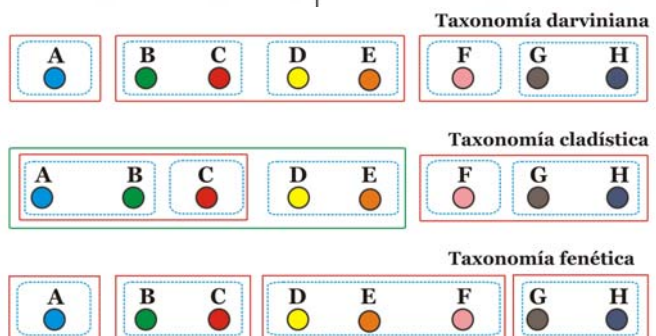


Fig. 8

El carácter dinámico de la demarcación taxonómica

Las distinciones taxonómicas no son siempre inequívocas entre las poblaciones de seres vivos, muchas de las cuales solapan sus características y hacen delicada la tarea de establecer una nítida diferenciación entre ellas. Extendiendo nuestra atención al pasado los problemas de diferenciación entre especies aumentan, especialmente en los taxones superiores. Veamos un ejemplo de ello, suponiendo que los taxones se delimitan mediante la información fenotípica que de ellos tenemos, como es habitual, en tres instantes del tiempo suficientemente alejados entre ellos para que se produzcan cambios evolutivos relevantes.

En t_1 la perspectiva taxonómica ordinaria distinguiría, digamos, dos especies A y B, las cuales se interpretarían por un hipotético cladista como una mera escisión entre dos poblaciones. También aceptaría, seguramente, que estas dos especies acaso perteneciesen al mismo género. La evolución prosigue, y las especies ancestrales A y B se convierten en antecesoras de varias especies nuevas, las cuales desarrollan a su vez muchas nuevas características por adaptación a las cambiantes condiciones medioambientales. La especiación y la anagénesis se producen de tal modo que en t_2 un supuesto taxonomista ante tres especies descendientes (A_1 , A_2 y B_1) reconocería A_1 y A_2 como pertenecientes a un mismo género, pero adjudicaría B_1 a otro. En un momento posterior, t_3 , de acuerdo con los principios corrientemente aceptados de la taxonomía que pretenden clasificar juntas especies vivas y extintas a partir de sus ancestros comunes, A y todos sus descendientes quedan asignados a la

misma familia, como sucede con B y sus descendientes en otra familia. Es decir, sobre la base de la información disponible en t_3 , dos poblaciones extintas que tan solo diferían como especies en t_1 , se ven posteriormente separadas en el nivel de familias. Obviamente, el taxonomista en t_1 no situó A y B en familias distintas porque no alcanzaba a prever que la divergencia evolutiva fuese a resultar tan acusada; en muy amplia medida, la evolución es impredecible.

Esta paradójica situación surge claramente del conflicto entre el punto de vista evolutivo y la mentalidad clasificatoria, o si se quiere, entre las nociones de *cambio* y *permanencia* aplicadas ambas a las ciencias de la vida (véase Foote 1996). Así, la evolución supera, y en cierto modo, sobrepasa, las clasificaciones biológicas. El agrupamiento de organismos en taxones supraespecíficos solo tiene sentido como interpretación sincrónica; es decir, en referencia al mundo vivo tal como se nos presenta en un cierto instante del tiempo.

Conceptos científicos

Todo conocimiento humano, en especial el científico, se basa en conceptos que son las unidades básicas de significación de todo conocimiento, (Díez y Moulines 2008, pp. 95–132, 183–227), por medio de estos sujetos epistémicos abstractos podemos identificar, definir o comparar los objetos del mundo real. Para eso empleamos lo que se denomina *subsunción*, que no es otra cosa que elegir un determinado objeto del mundo real y asociarlo (subsumirlo) a un concepto o que un concepto se aplica a uno o varios objetos. Todo objeto cae bajo un concepto, pero hay conceptos que no se subsumen con algún concepto, como por ejemplo *cuadrado redondo* o *habitante de Venus*. Son los denominados conceptos vacíos. Un concepto no debe identificarse con una palabra o término, lo que existe es lo que se denomina *expresión*, que es la relación que existe entre un concepto y la palabra/término para expresarlo. Varios términos se pueden referir a un mismo concepto (sinónimos), pero un mismo término no se puede aplicar a conceptos distintos. Los conceptos se pueden estudiar desde el punto de vista de la teoría de conjuntos, en este caso al conjunto de objetos que caen bajo un concepto se denomina *extensión* de un concepto. La relación existente entre un conjunto de objetos y el concepto del cual es extensión se denomina *representación*. Pero la extensión de un concepto no agota su identidad, ya que los conceptos pueden tener lo que se denomina *contenido* o *intensión*, pudiendo ser este distinto de la extensión. Así, “animal racional” y “bípedo implume”, tienen diferente intención, pero la misma extensión; “ser humano”. (Fig. 9)

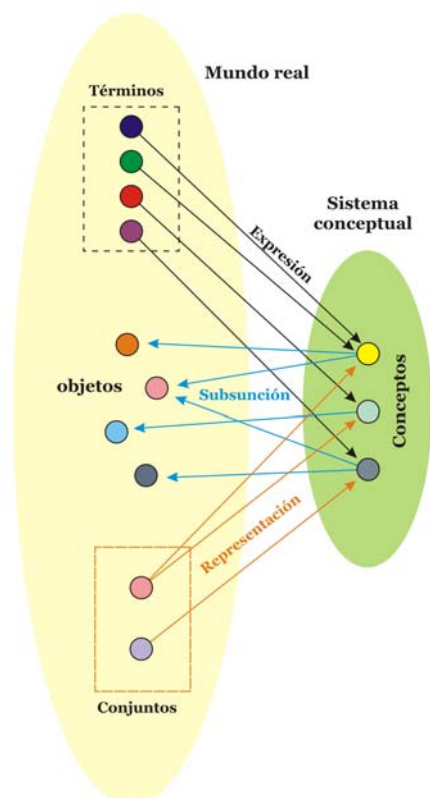


Fig. 9

Los conceptos que maneja la ciencia se pueden dividir, aunque es una distinción más epistémica que ontológica, en *cuantitativos* y *cualitativos*. A su vez los cualitativos se dividen en *clasificatorios* y *comparativos* y los cuantitativos son los *métricos*.

Los **conceptos clasificatorios** sirven para referirnos a objetos que tienen algo en común, así por ejemplo, bajo el concepto de isótopo agrupamos todos los átomos que tienen el mismo número de protones y neutrones en el núcleo. Los sustantivos y los adjetivos del lenguaje ordinario suelen ser términos de un concepto clasificatorio “azul”, “pájaro”, “elefante”, etc. La idea de introducir estos conceptos es la de generar una *clasificación*, que definiremos más adelante. Mediante los **conceptos comparativos**, no solo clasificamos un dominio de objetos, sino que lo hacemos en base a unas propiedades graduales, así, por ejemplo, podemos ver que objetos son tan o más másicos que otros, o tan o menos voluminosos. Los grados del objetivo que usamos en el lenguaje ordinario, son términos de un concepto clasificatorio. Los **conceptos métricos** están conectados con la idea de *medir*, que es la acción pro la cual asignamos un número a los objetos empíricos con el fin de representar determinadas propiedades denominadas *magnitudes*. Estos conceptos son los más potentes en las ciencias empíricas, ya que con los valores numéricos asignados a dichas magnitudes se pueden hacer operaciones matemáticas que nos permiten hacer cálculos con relevancia empírica y hacer predicciones precisas, es decir *matematizamos la realidad*, ya que operamos con números como si operáramos con objetos empíricos.

Los conceptos clasificatorios en las ciencias experimentales, y en particular en biología, surgen formando parte de clasificaciones, que se encuentran insertadas en lo que se denomina *jerarquías taxonómicas*. Para que una clasificación sea de utilidad deben cumplir una serie de condiciones formales, que son comunes a todo concepto clasificatorio, y unas condiciones materiales que dependen de la ciencia que se trate, esto último lo hemos tratado al analizar las diferentes escuelas clasificatorias. Analicemos a continuación los aspectos formales de toda clasificación taxonómica (Mosterin 2000, pp. 75-120).

Taxonomía formal

Sea un dominio o conjunto de objetos D , denominamos **recubrimiento** a una familia de subconjuntos no vacíos de D , que denominamos **clases**, tal que la unión de todos ellos es idéntica a D :

$$G \text{ es un recubrimiento de } D \Leftrightarrow G \subseteq \text{Pot } D \wedge \emptyset \notin G \wedge \bigcup G = D$$

Cada clase del recubrimiento G pueden solaparse o no, es decir que la intersección de ambas no tiene que ser un conjunto vacío. Por lo tanto un recubrimiento genera una *clasificación solapante* en el dominio D , el concepto clasificatorio asociado a cada clase será la extensión de la misma. Así si tenemos el dominio de los animales y tenemos el concepto clasificatorio “pertenecer a un ecosistema determinado”, se generará un recubrimiento o clasificación de tipo solapante, ya que un mismo animal puede pertenecer a varios ecosistemas distintos, al igual que los humanos pueden tener doble nacionalidad o en un gimnasio los socios pueden practicar varias modalidades deportivas a la vez. Pero las clasificaciones que más interesan, en las ciencias empíricas, son las que ningún objeto del dominio D cae bajo dos (clases) conceptos clasificatorios distintos en un mismo tiempo, en este caso el recubrimiento pasa a ser una **partición** de D , que podemos definir:

$$G \text{ es una partición de } D \Leftrightarrow G \subseteq \text{Pot } D \wedge \emptyset \notin G \wedge \bigcup G = D \wedge \forall X Y (X \in G \wedge Y \in G \wedge X \neq Y \Rightarrow X \cap Y = \emptyset)$$

una partición del dominio D , tal que las clases resultantes serán disjuntas y no vacías, y que en cada una de las clases o subconjuntos queden recogidos todos los objetos del dominio considerado. A las clases establecidas en una partición se denominan **taxones**.



Fig. 10

Sea el conjunto de todas las particiones de D (Part_D), una partición $X \in \text{Part}_D$ formada por los taxones $\{X_1, X_2, \dots\}$ y otra partición $Y \in \text{Part}_D$, formada por los taxones $\{Y_1, Y_2, \dots\}$ (ver Fig. 10) se dice que X es de mayor o igual **finura** que Y , si:

$$X \leq Y \Leftrightarrow \forall X_i \in X \exists Y_j \in Y (X_i \subseteq Y_j \vee X_i \cap Y_j = \emptyset)$$

La partición más fina que existe en un dominio D , es la formada por los conjuntos unitarios o *singletons* de D (Sng_D) y la más gruesa es el dominio completo $\{D\}$. Por lo tanto se cumple:

$$\forall X \in \text{Part}_D \text{ Sng}_D \leq X$$

$$\forall X \in \text{Part}_D X \leq \{D\}$$

Las clasificaciones más interesantes para la ciencia, no aparecen de manera aislada, sino que forman parte de lo que se denomina **jerarquía taxonómica**.

H es una jerarquía taxonometrica sobre D \Leftrightarrow

$$\Leftrightarrow H \subseteq \text{Part}_D \wedge \forall X Y \in H (X \leq Y \vee Y \leq X)$$

A las particiones que forman una jerarquía taxonómica se denominan **categorías** de H. Para cada categoría se puede construir una escala ordinal que asigne a la categoría más fina el rango 1, la siguiente más fina el rango 2, y así sucesivamente. Así por ejemplo, la Fig. 11 representa una jerarquía formada por tres categorías $H = \{B_1, B_2, B_3\}$. Cada B_i es una categoría de rango o nivel i , formada por B_{ij} taxones. Así los elementos del dominio D estarán contenidos en los taxones (B_{ij}) de las diversas particiones o categorías (B_i).

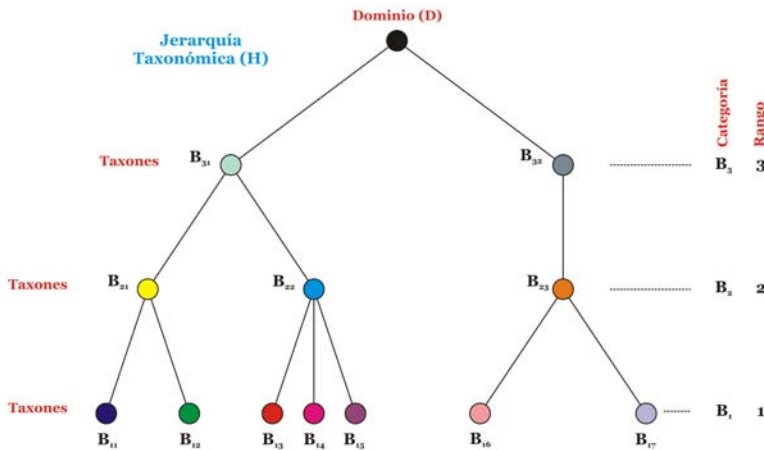


Fig. 11

Los taxones mismos son miembros de las particiones o categorías, que a su vez son miembros de la jerarquía taxonómica, tal como se muestra en la Fig.12. Por lo tanto una jerarquía taxonómica es una sucesión de clasificaciones comparables ente si y de finura decreciente.

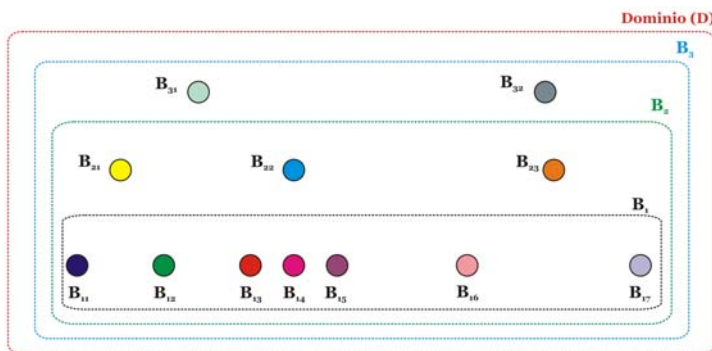


Fig. 12

La clasificación de los seres vivos tiene la estructura formal de una **jerarquía taxonómica linneana**, que consta de siete categorías de rango creciente: {especie, genero, familia, orden, clase, filio o división, reino}, cada una de ellas divididas en sus correspondientes taxones, cada organismo es miembro de un taxón y solamente uno en cada categoría. Cada miembro de una categoría de un determinado rango se incluye en un miembro del rango inmediatamente superior (ver Fig. 13).

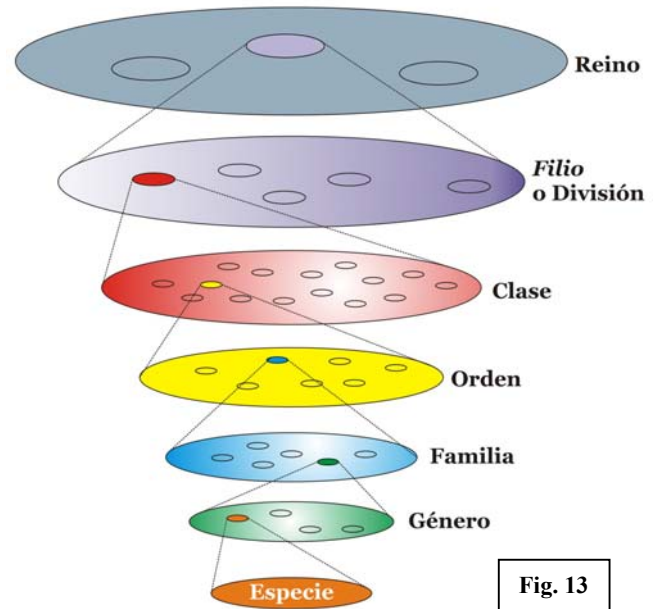


Fig. 13

Así un organismo concreto, por ejemplo el gato común, pertenece a siete taxones, los cuales pertenecen a siete categorías, que son las siguientes:

Categoría	Taxón
Reino	Animalia
Filio	Chordata
Clase	Mammalia
Orden	Carnivora
Familia	Felidae
Género	<i>Felis</i>
Especie	<i>Felis silvestris catus</i>

El nombre del género se incluye convencionalmente en el nombre de la especie y se escribe en cursiva.

Cada categoría incluye varios taxones del nivel superior, es lo que se conoce como taxón *politépico*. Pero, a veces nos podemos encontrar con lo que se denomina taxón *monotípico*, como por ejemplo los ornitorrincos que pertenecen todos a la misma familia, género y especie sin que existan otros taxones en cada una de esas tres categorías. La existencia de estos taxones monotípicos es el origen de la llamada **paradoja de Gregg** (Gregg 1954; Mosterin 2000, p. 87). La teoría de conjuntos establece que los conjuntos con los mismos elementos son el mismo conjunto. Por lo tanto como en cada categoría existe un solo organismo, tienen los mismos elementos, son el mismo conjunto. Pero para los biólogos, una familia y una especie son categorías distintas aunque tengan los mismos organismos. Para salvar esta paradoja se han propuesto varias soluciones (véase Mosterin 2000, pp. 87-89 y Ruse 1979, pp.183-186), pero la primera solución satisfactoria se debe a N. Jardine en 1969:

“...que consistía en definir un taxón T como un par ordenado $\langle D, r \rangle$, donde D es la extensión del taxón y r es su rango. Así, aunque T_1, T_2 y T_3 ,

sean taxones monotípicos (es decir de igual extensión, D) de distinto rango (es decir, de rango r_1, r_2, r_3 , donde $r_1 \neq r_2 \neq r_3$) sin embargo, son distintos taxones pues $\langle D_1, r_1 \rangle \neq \langle D_2, r_2 \rangle \neq \langle D_3, r_3 \rangle$ " (Mosterin 2000, p. 88)

Conjuntos difusos

En 1965, el matemático azerbaiyano profesor de la Universidad de Berkeley Lotfi A. Zadeh introduce la teoría de los conjuntos *difusos* o *borrosos*, como un mecanismo para representar la vaguedad e imprecisión de los conceptos empleados en el lenguaje natural (Zadeh 1965). Tras el concepto de **conjunto difuso** reside la idea de que los elementos clave en el pensamiento humano no son números, sino etiquetas lingüísticas. Estas etiquetas permiten que los objetos pasen de pertenecer de una clase a otra de forma suave y flexible, para ello se introduce la **función de pertenencia**, que expresa la posibilidad, más que la probabilidad, de pertenecer a un conjunto un determinado elemento.

Los conjuntos difusos se pueden definir a partir de una extensión de la Teoría de Conjuntos Clásica. En esta teoría se define la relación de pertenencia entre un elemento de un conjunto, que se representa por el signo \in , así si "a" es el elemento de un conjunto A, escribiremos $a \in A$, en caso contrario, si a no pertenece al conjunto A escribimos que $a \notin A$.

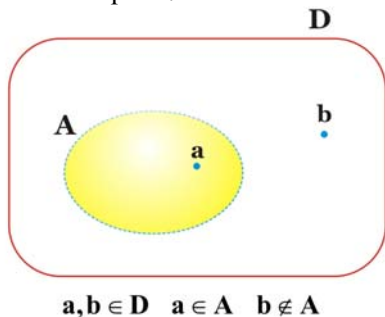


Fig. 14

Sea un dominio D (Fig. 14), en el que consideramos un subconjunto A ($A \subseteq D$), sea x un elemento de D. La pertenencia o no al subconjunto A, en la teoría clásica de conjuntos, es clara e inequívoca, ya que dicha pertenencia viene dada la mayoría de las veces por la verificación o no de un predicado que caracteriza al subconjunto A, y da lugar a la bipartición del dominio D. Así por ejemplo, si D es el conjunto de todas "las montañas de la Tierra" y A es el subconjunto formado por todas las "montañas de Europa", es inequívoco que el pico *Aneto* (España - Europa) pertenece a dicho subconjunto y que el *Annapurna* (Nepal – Asia) no pertenece.

La permanencia o no de un elemento de un dominio a un subconjunto A. puede expresarse mediante la llamada **función de pertenencia** (μ_A). Esta función asigna a cada elemento x del dominio D, un dígito binario $\{0,1\}$ según x pertenezca o no al subconjunto A:

$$\mu_A : D \rightarrow \{0,1\} \quad \mu_A(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x \in A \\ 0 & \text{si } x \notin A \end{cases}$$

En ocasiones el predicado o **variable lingüística** que da lugar a la bipartición del dominio D en elementos dentro o fuera del subconjunto A, puede estar expresado de forma vaga. Por ejemplo si en el dominio de las "montañas de la Tierra" definimos el subconjunto A, por el predicado "montañas altas", no se produce la división de D en dos partes diferenciadas. No resulta nada fácil afirmar con rotundidad que una montaña es "alta" o no lo es. El problema podría resolverse en parte considerando que una montaña es "alta" cuando su altura supera cierto umbral fijado de antemano. Decimos que el problema tan sólo se resuelve en parte, y de manera no muy convincente, por dos motivos: por una parte el umbral se establece de una manera arbitraria, y por otro lado podría darse el caso de que dos montañas de alturas muy diferentes fuesen consideradas ambas como "altas" Evidentemente, el concepto "alto" así definido nos daría una información muy pobre sobre la altura de la montaña en cuestión.

Una solución más apropiada para resolver este problema es considerar que la pertenencia o no pertenencia de un elemento x al conjunto A no es absoluta sino gradual. Para ello definimos un **conjunto difuso** mediante un conjunto ordenado de pares que asignan un grado de pertenencia a cada elemento x del dominio D:

$$A = \{(x, \mu_A(x)) / x \in D\}$$

Ahora la función de pertenencia (μ_A) ya no toma valores en el conjunto discreto $\{0,1\}$, sino en el intervalo cerrado $[0, 1]$:

$$\mu_A : D \rightarrow [0,1]$$

Así, $\mu_A(x) \in [0,1]$ es el grado con el que un elemento del dominio $x \in D$, pertenece al conjunto difuso A. Cuando $\mu_A(x) = 0$ el elemento no pertenece al conjunto y cuando $\mu_A(x) = 1$ pertenece totalmente.

La forma de la función de pertenencia tiene una cierta componente subjetiva, en función de la aplicación de los conjuntos o de los conceptos representados por ellos, estas funciones pueden adquirir muy diversas formas, y muchas veces pueden ser elegidas con un amplio grado de libertad por parte del "diseñador", lo que en la práctica puede traducirse como la posibilidad de incluir cierto conocimiento adquirido por la experiencia. Las funciones pueden tener cualquier forma, siendo las más habituales las mostradas en la Fig. 15.

Por ejemplo, si consideramos la edad de los habitantes de España, podemos definir tres

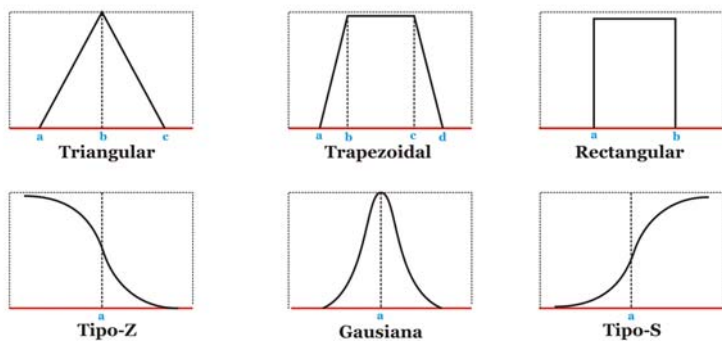


Fig. 15

conjuntos difusos: “joven”, “maduro” y “viejo”. La función de pertenencia de cada uno de ellos (Fig. 16) expresa la posibilidad de que un individuo sea caracterizado como “joven”, “maduro” y “viejo”, en función de su edad. Dado que los conjuntos difusos se pueden superponer, esto permite que un individuo, pueda tener un grado de pertenencia a dos conjuntos, como por ejemplo: “joven” y “maduro”. Es decir poseer cualidades asociadas a ambos conjuntos. Además la función de permanencia se adapta a los distintos contextos, por ejemplo en nuestra sociedad actual una persona de 35 años pertenecerá al conjunto difuso “maduro” con un grado supongamos de 0,5. Si en vez de usar de referencia nuestra sociedad actual aludimos a una sociedad donde la esperanza de vida fueran 40 años este grado cambiaría, acercándose a la unidad.

Por razones prácticas, en ocasiones se asume que el dominio D, puede ser finito, es decir $D = \{x_1, x_2, \dots, x_n\}$, y el par $(x, \mu_A(x))$ se denota por

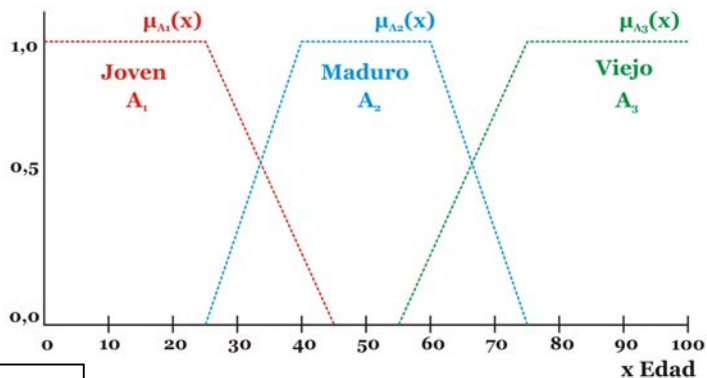


Fig. 16

$\mu_A(x)/x$, que se conoce como individualidad borrosa. El conjunto difuso A se puede reescribir como:

$$A = \{(x, \mu_A(x))\} = \left\{ \frac{\mu_A(x)}{x} \right\} = \frac{\mu_A(x_1)}{x_1} + \dots + \frac{\mu_A(x_n)}{x_n} = \sum_1^n \frac{\mu_A(x_i)}{x_i}$$

Donde el signo más y el sumatorio deben entenderse en el sentido de la teoría de conjuntos, por convenio los pares $\mu_A(x)/x$ con $\mu_A(x) = 0$ se omiten.

Definiciones básicas sobre conjuntos difusos:

- **Conjunto vacío:** Se dice que un conjunto difuso A está vacío:

$$A = \emptyset \Leftrightarrow \mu_A(x) = 0 \quad \forall x \in D$$

- **Igualdad:** Se dice que dos conjuntos difusos A y B, definidos sobre el mismo D, son iguales:

$$A = B \Leftrightarrow \mu_A(x) = \mu_B(x) \quad \forall x \in D$$

- **Contención:** Se dice que un conjunto difuso A definido sobre D está contenido en B en D, es decir es un subconjunto de B:

$$A \subseteq B \Leftrightarrow \mu_A(x) \leq \mu_B(x) \quad \forall x \in D$$

- **Normalidad:** Se dice que un conjunto difuso A definido en D es normal si y solo si:

$$\max_{x \in D} \mu_A(x) = 1$$

- El **soporte** de un conjunto difuso A sobre D es el conjunto no difuso:

$$S_A = \{x \in D: \mu_A(x) > 0\}$$

$$\emptyset \subseteq S_A \subseteq D$$

- Dados los conjuntos difusos A_1, A_2, \dots, A_n y $\mu_{A1}(x), \mu_{A2}(x), \dots, \mu_{An}(x)$, son las funciones de pertenencia correspondientes. Se dice que forman una **partición completa** o son **completos** en D:

$$\forall x \in D \exists A_i (1 \leq i \leq n) / \mu_{A_i}(x) > 0$$

- Se dice que los conjuntos difusos A_1, A_2, \dots, A_n son **consistentes** si se verifica que si $\mu_{A_i}(x_0) = 1$ para algún $x_0 \in D$, entonces $\forall j \neq i \mu_{A_j}(x_0) = 0$.

- Se entiende por **Subconjunto Normal** de un **Conjunto Difuso Normal** A como:

$$M(A) = \{x / x \in D \wedge \mu_A(x) = 1\}$$

Que es un subconjunto del soporte del conjunto difuso A.

- Se dice que dos conjuntos difusos normales A y B están ordenados:

$$A > B \Leftrightarrow M(A) > M(B) \Leftrightarrow \max_x M(A) > \max_x M(B)$$

Taxonomía difusa

Los conjuntos difusos son una herramienta que sobrepasan a la teoría clásica de conjuntos, por lo tanto cabe esperar que su uso permita dar una respuesta más sofisticada al problema de la

clasificación de la diversidad de los organismos vivos reales. Entendiendo por organismo vivo o *espécimen* cualesquier entidad a clasificar (individuos, especies, géneros, familias, o abstracciones estadísticas referidas a taxones de orden más elevado).

Aspecto sincrónico

Analizaremos la clasificación en un momento fijo en el tiempo, en el que tenemos una serie de especímenes a clasificar. Seguiremos la siguiente secuencia de pasos:

1º) Construcción del espacio taxonómico multidimensional.

En esta primera etapa, tal como se lleva a cabo en la taxonomía fenética numérica, el investigador escoge una serie de características que conformarán la colección de propiedades cuantificables sobre las que construir la clasificación taxonómica. Los rasgos escogidos han de ser sin duda objetivos, ya que han de estar sometidos a cuantificación precisa mediante reglas y procedimientos universalmente reconocidos por cualquier investigador. Pero a la vez es ineludible que entre la infinidad de rasgos como los anteriormente citados, sea el criterio arbitrario del especialista el que determine la selección de rasgos que entrarán en juego en los pasos sucesivos. Con todas estas variables (x_i) construimos un espacio abstracto *multidimensional* en el que definir una configuración de propiedades que permitirán elaborar nuestro sistema clasificatorio.

Así, la posición de un espécimen (A) en este espacio multidimensional, que podríamos llamar *taxo-espacio*, vendría dada por un punto definido por n dimensiones, o grados de libertad (x_i), que representarían la selección de propiedades escogidas:

$$A = \{x_{A1}, x_{A2}, \dots, x_{An}\}$$

A diferencia de los fenetistas, podemos incluir en esta selección tanto rasgos genotípicos como fenotípicos para ampliar el espectro de propiedades consideradas. Como es obvio, no todas las dotaciones genéticas se expresan del mismo modo en iguales características fenotípicas, sino que lo hacen en función del ambiente y de muchos otros factores, los cuales resultaría difícil considerar en su totalidad. Por otra parte, es cierto que los fenetistas tratan por igual todos los rasgos fenotípicos, concediendo igual importancia a características que bien podrían ser más influyentes que otras en relación con los procesos evolutivos y de adaptación de las diversas especies. Por todo ello parece conveniente definir un **coeficiente de peso o de participación** (ϵ_i) a cada variable taxonómica (x_i). Este coeficiente asumiría valores entre 0 y 1 según la importancia

relativa del rasgo considerado. Desde este punto de vista, por ejemplo, los fenetistas tomarían tan solo rasgos fenotípicos en su construcción taxonómica, y a todos ellos asignarían un coeficiente de peso igual a 1.

La importancia de la ponderación de los caracteres ha sido ampliamente debatida por todas las escuelas taxonómicas (Berga 1988, pp. 132-133). El propio desarrollo filogenético de los organismos comporta que ciertos caracteres sean más informativos que otros acerca del pasado de sus poseedores. El procedimiento de ponderación abarca tantos caracteres como sea posible, teniendo en cuenta que aquellos caracteres correlacionados con los grupos más homogéneos reciben la valoración más alta. En esta ponderación no cabe hablar de caracteres que determinan inequívocamente un cierto rango, por lo que siempre es una tarea más o menos arbitraria.

2º) Distancia y desplazamiento taxonómico.

Una vez disponemos de un taxo-espacio n -dimensional, definimos la **distancia (d)** entre los puntos representativos de dos organismos A y B mediante la fórmula:

$$d_{A-B} = \sqrt{\sum_i \epsilon_i^2 \cdot (x_{A_i} - x_{B_i})^2}$$

Esta expresión recuerda la métrica euclídea salvo por la presencia de los coeficientes ϵ_i de ponderación en cada una de las variables. A fin de estimar la semejanza entre pares de especímenes u organismos, éstos y los caracteres analizados se disponen en una matriz de datos. La cuantificación de la semejanza viene dada por un coeficiente de similitud (o disimilitud), que puede ser, por ejemplo, la distancia d antes definida.

De entre las diversas distancias entre especímenes que pueden establecerse en el taxo-espacio, una en particular adquirirá una relevancia especial para nuestros fines, y la denominaremos **desplazamiento taxonómico** (δ). El desplazamiento δ se define como la distancia d entre un espécimen cualquiera y un **holotipo ideal H** construido asignando a cada variable característica el promedio estadístico de los valores de esa propiedad en la población considerada de individuos reales (Fig. 17). Desde esta perspectiva, el holotipo ideal H juega para nosotros el mismo papel que los gases ideales en termodinámica, los sistemas sin rozamiento en mecánica, o las disoluciones con dilución infinita en la química, es decir, un patrón o modelo ficticio de comparación con respecto al cual determinar el comportamiento de nuestras variables empíricas. La expresión matemática del desplazamiento taxonómico será entonces:

$$\delta_{A-H} = \sqrt{\sum_i \epsilon_i^2 \cdot (x_{A_i} - x_{H_i})^2}$$

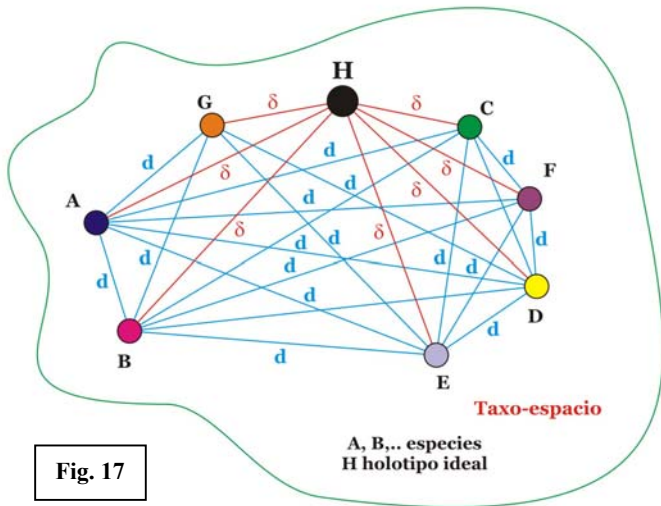


Fig. 17

3º) Función de pertenencia taxonómica.

Gracias al desplazamiento estamos ahora en disposición de construir una **función de pertenencia** ($\mu(x)$) a la especie considerada para cada espécimen en particular. Esta función es similar a la definida para los conjuntos difusos. Dada la variabilidad inherente a los organismos vivos, parece lógico suponer que no habrá dos exactamente iguales y que ninguno coincidirá con los valores característicos del holotipo ideal. En este caso tendríamos una función $\mu(x)$ igual a uno (pertenencia exacta), mientras que $\mu(x)$ igual a cero daría en el caso de un organismo infinitamente alejado en sus valores característicos del holotipo H. Se trata obviamente de valores extremos, ausentes la mayoría de las veces, en las situaciones reales, pero que nos servirán como condiciones límites en la determinación de la forma funcional de $\mu(x)$. Así expuesto, existen infinitas funciones que tomen un valor 0 o 1 cuando su argumento se hace respectivamente infinito o cero. En nuestro caso dicho argumento sería el desplazamiento taxonómico; es decir, $\mu(\delta)$.

Por tanto, ha de ser el investigador quien decida entre las diversas formas funcionales elegibles para μ dependiendo de sus necesidades clasificatorias, la información disponible, u otros circunstancias adicionales. Veamos a continuación alguna de tales funciones posible.

En primer lugar, la expresión matemática más sencilla que cumple con las condiciones de contorno antes mencionadas sería:

$$\mu(\delta) = \frac{1}{1 + \delta}$$

En efecto, tenemos que cuando $\delta \rightarrow 0$, $\mu \rightarrow 1$; y cuando $\delta \rightarrow \infty$, $\mu \rightarrow 0$. Sin embargo, cuando representamos esta función gráficamente es fácil ver que se produce una caída muy acusada en sus valores a partir de $\delta = 10$. Esto significa que la mayoría de sus valores significativos se concentran en el intervalo que va de 0 a 10,

mientras que los que caen fuera de ese entorno resultan prácticamente despreciables. Esta situación podría ser aconsejable cuando decidimos que a partir de cierto intervalo de variación en las características de un espécimen resulta prácticamente despreciable cualquier similitud con el holotipo ideal que representa la especie, y por ello solo nos interesan las semejanzas suficientemente marcadas para resultar significativas.

En caso contrario, tal vez nos interese disponer de una función que descienda con mayor suavidad, de modo que la caída de sus valores se produzca uniformemente. Si es así, una función que se adapta mejor a tales expectativas vendría dada por la exponencial:

$$\mu(\delta) = e^{-\delta}$$

Como es fácil comprobar, esta función también satisface las condiciones de contorno establecidas al comienzo de este epígrafe. (Fig. 18)

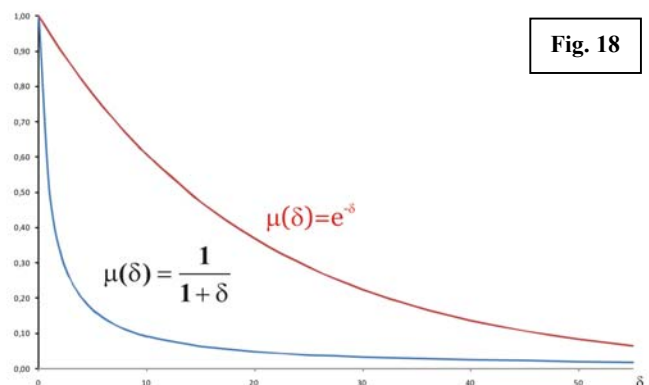


Fig. 18

Dada una función de pertenencia es importante destacar que un mismo espécimen puede poseer toda una colección de tales funciones, dependiendo de los conjuntos bajo los cuales deseamos subsumirlo. Un ofidio poseerá un grado de pertenencia igual a cero con respecto al conjunto de los mamíferos, pero una pertenencia cercana a uno en relación con los reptiles.

Aspecto diacrónico

Entre las críticas vertidas contra los sistemas de clasificación en biología, suele destacarse la índole estática y atemporal de cualquier catalogación. La vida fluye, cambia y evoluciona; las clasificaciones taxonómicas, se dice, son invariables, rígidas e inflexibles. En franco ataque con una supuesta *pasión clasificatoria* se ha manifestado Godfrey-Smith:

“Una población es un objeto físico, unido por su linaje y otras relaciones causales, internamente variable en cada momento y cambiante en el transcurso del tiempo. En la medida en que los organismos se pueden incluir en ‘clases’ bien definidas y reconocibles a las que podemos poner nombres de especie, ello solo es la consecuencia

contingente de procesos poblacionales. Una clase bien definida puede dividirse o disolverse desde mañana si las condiciones locales empujan en esa dirección”. (Godfrey-Smith 2009, p. 123)

Con el mismo argumento podría sostenerse que las funciones matemáticas de variable real, entes abstractos e intemporales, resultan incapaces de representar el movimiento real en el espacio físico de los objetos materiales. Y sin embargo lo hacen. La velocidad y la aceleración se definen respectivamente como la primera y segunda derivadas de la función posición con respecto al tiempo. El procedimiento consiste en tomar una sucesión ordenada de cocientes cuyo límite en cada punto nos proporciona el resultado perseguido. En consecuencia, asignando una serie ordenada de valores a cada lugar y cada instante, tenemos las velocidades y aceleraciones en cada punto de la trayectoria.

El mismo procedimiento cabe aplicar en el caso de una taxonomía dinámica, donde por *dinámico* entendemos el cambio temporal de acuerdo con ciertas pautas prefijadas. La modificación con el tiempo de las especies, que es tanto como decir de las características de los organismos vivos, vendría expresada como una sucesión ordenada de conjuntos difusos y funciones de pertenencia a los mismos. El parámetro que determina el orden de los elementos en la sucesión, se interpretaría físicamente como la variable tiempo. Así pues, si en el epígrafe anterior se ha perfilado la viabilidad de los conjuntos difusos en la taxonomía biológica en un sentido sincrónico (en un instante dado, prescindiendo del tiempo), igualmente cabe hacer en sentido diacrónico (analizando el cambio a lo largo del tiempo).

Sea D_t el dominio de definición de nuestra función de pertenencia para un cierto instante t . Obviamente, D_t es el conjunto difuso cuya estructura y propiedades nos ha servido para caracterizar una especie o cualquier otra unidad clasificatoria en el caso de la taxonomía biológica; en concreto, abarca la colección de grados de libertad, o dimensiones, que definen el taxo-espacio n -dimensional empleado. La función de pertenencia μ en este instante t se escribirá como $\mu_t(x)$. La dependencia de D con t se manifiesta en la distinta colección de grados de libertad que compone cada D . En ciertos instantes del tiempo determinadas características morfogenéticas serán inexistentes, mientras que en otros momentos habrán aparecido unos rasgos y se habrán extinguido otros. Los holotipos ideales, sin duda, también cambiarán con el tiempo.

Por consiguiente para retener los aspectos dinámicos en nuestra formulación de una taxonomía biológica mediante conjuntos difusos nos basta con el par $\Omega = \{D_t, \mu_t(x)\}$ considerando a continuación los distintos valores que puede adquirir el parámetro t . Desde luego, la variación de t , y por tanto la del par Ω , puede ser tan continua o tan discontinua como se desee, en

función de los datos disponibles y la naturaleza de los procesos evolutivos examinados.

En este sentido, la importancia de distinguir entre aspectos sincrónico y diacrónico. En un momento dado del proceso evolutivo (es decir, en una foliación concreta del taxoespacio n -dimensional) dos organismos pueden ser susceptibles de agrupamiento inequívoco agrupándose sobre la base de una característica que cabría llamar binaria –se posee o no se posee sin estados intermedios– como podría ser la posesión de pulmones o branquias, o la presencia de esqueleto interno frente a la posesión de un exoesqueleto. En estos casos, la variable correspondiente x sólo adquiriría dos valores posibles, 0 y 1. Sin embargo, en el curso histórico de la evolución sabemos que la mayoría de los rasgos biológicos se aparecen mediante un proceso lento y gradual, en muchos de cuyos pasos intermedios no cabe distinguir las estructuras que verán la luz en la etapa final. Por ello, en esos estadios intermedios habremos de escoger una de dos estrategias disponibles: (1º) o bien asociar variables específicas –como argumentos de la función de pertenencia– a los caracteres que con el tiempo irán convergiendo al rasgo concreto que tenemos en el momento de examinar nuestra clasificación, (2º) o bien mantener, de forma retrospectiva, la variable asociada al rasgo biológico que no existía en etapas evolutivas anteriores, concediendo a dicha variable la forma de una función que se va estrechando con el paso del tiempo hasta converger con valor 1 en el rasgo que finalmente posee el organismo.

Manejando conjuntos difusos más que una partición típica, deberíamos hablar de una "partición difusa" o "compartimentación", donde este último término se ha elegido por la doble sugerencia que el vocablo entraña entre "seccionamiento" y "compartición", muy cercano a la significación buscada. En el caso habitual -no difuso- tenemos un conjunto X y a partir de un criterio de partición esperamos deducir la existencia de alguna subestructura relevante en la población examinada. Es obvio que en este extremo el criterio de partición juega un papel esencial, y así ocurre que hay numerosos criterios de este tipo sin que alguno de ellos haya conseguido imponerse a los demás.

Conclusiones.

Tras mostrar los problemas inherentes a la introducción de los conceptos clasificatorios en biología evolutiva, y las diferentes formas de abordar la clasificación de los seres vivos desde la perspectiva clásica de la teoría de conjuntos. Se ha intentado aportar una nueva visión del problema, haciendo uso de la teoría de conjuntos difusos, una metodología comparativamente poco empleada en taxonomía biológica. Es de suponer que la mayor flexibilidad de estas técnicas

formales permitirá dar cuenta de la gran diversidad de los organismos que se nos presentan realmente en la naturaleza. Cualquier clasificación debe ser, ante todo, una teoría científica con capacidad explicativa, predictiva y heurística, aun cuando también sea susceptible de mejoras y correcciones. En todo caso, la consistencia de la clasificación con la filogenia del grupo en cuestión, garantizaría que los miembros del grupo poseerán en común el programa genético.

Pero una clasificación, además de una teoría científica, ha de ser a la vez un formalismo útil para la codificación y el almacenamiento de información biológicamente relevante. En ese aspecto, la posición epistemológica de los evolucionistas goza de una indiscutible ventaja. Pues en la base de esta discusión no debe olvidarse el reconocimiento de que los grupos de organismos poseen una unidad gracias a que tienen en común un programa genético, fruto de la evolución, y de que la clasificación biológica se basa, precisamente, en la consideración de ese programa, causa de sus características compartidas. Sin embargo, también es cierto que una misma dotación genética se puede expresar en un abanico muy amplio de fenotipos según las condiciones ambientales, de modo que la mera consideración del genoma no resulta suficientemente resolutoria en esta cuestión. Con ese fin parece necesario enriquecer formalmente los métodos de la taxonomía evolucionista sin caer en el empirismo extremo de los fenetistas ni las limitaciones metodológicas y conceptuales del cladismo.

Estas técnicas, con el nivel de refinamiento requerido, proporcionarán sin duda un criterio comparativo fiable para la evaluación a posteriori del grado de validez de la clasificación realizada. No parece inverosímil aspirar a una posible síntesis entre las diferentes escuelas en una suerte de taxonomía sintética que, sin renunciar a las consideraciones filogenéticas de la evolución ni a las técnicas clasificatorias del cladismo, aproveche alguna variante de los métodos cuantitativos desarrollados por los fenetistas. También parece fuera de toda duda que en tales avances habrá de jugar un papel decisivo la teoría de conjuntos difusos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi amigo Rafael Andrés Alemañ Berenguer, gran escritor y divulgador científico, por animarme a escribir este artículo y al profesor Julio Cesar Armero del Departamento de Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia de la Facultad de Filosofía de la UNED, por admitirlo como trabajo final de la asignatura “Problemas Filosóficos de la Biología” del “Máster de Filosofía Teórica y Práctica”.

REFERENCIAS

- Berga, A. 1988. Escuelas actuales de taxonomía biológica. *Taula* 9: 125-143.
- Cracraft, J. y Donoghue, M.J. (Eds.) 2004. *Assembling the Tree of Life*. Oxford Univ. Press, Oxford
- Darwin, C. 1921, *El Origen de las Especies por Medio de la Selección Natural*. Traducción de Antonio de Zulueta. Tomo III. Madrid.
- Díez, J.A. y Moulines, C.U. 2008. *Fundamentos de Filosofía de la Ciencia*. Ed. Ariel, Barcelona.
- Foot, M. 1996. On the probability of ancestors in fossil record. *Paleobiology* 22: 141–151.
- Godfrey-Smith, P. 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Gonzalez Bueno, A. 1998. *Los Sistemas de Clasificación de los Seres Vivos*. Ed. Akal, Madrid.
- Gregg, J.R. 1954. *The Language of Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Chicago.
- Lopez Caballero, E.J. y Pérez Suárez, G. 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Boletín S.E.A.* 26: 45-56.
- Mayr, E. 1981. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies, *Science* 214: 30.
- Mayr, E. 1999. Taxonomía evolutiva, *Boletín S.E.A.* 26: 35-39.
- Mayr, E. 2005. *Así es la Biología*. Destino, Barcelona.
- McNeill, F.M. y Thro, E. 1994. *Fuzzy Logic, a Practical Approach*. Academic Press, New York.
- Moreno, J. 2008. *Los Retos Actuales del Darwinismo ¿Una Teoría en Crisis?* Ed. Síntesis, Madrid.
- Mosterin, J. 2000. *Conceptos y Teorías en la Ciencia*. Alianza Ed., Madrid.
- Nieto Nafria, J.M. 1999. Sobre sistemática, Taxonomía y otros términos relacionados, *Boletín S.E.A.* 26: 41-44.
- Puente García, J. y Pino Díez, R. 1996. *La Teoría de los Subconjuntos Borrosos. Aplicaciones*. Servicio de Publicaciones Univ. Oviedo, Oviedo.
- Ruiz, R. y Ayala, F. 2002. *De Darwin al DNA y el Origen de la Humanidad*. FCE, Méjico.
- Ruse, M. 1979. *La Filosofía de la Biología*. Alianza Ed., Madrid.
- Sneath, P.H.A. y Sokal, R.R. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Sober, E. 1996. *Filosofía de la Biología*. Alianza Ed., Madrid.
- Gertsev, V.I. y Gertseva, V.V. 2004. Classification of mathematical models in ecology, *Ecol. Mod.* 178: 329–334.

Zadeh, L. A. 1965. Fuzzy sets. *Inform. Control* 8, no. 3.

Información del Autor

Juan Miguel Suay Belenguer es Ingeniero Industrial (1989) y trabaja en el Consorcio Provincial de Bomberos de Alicante, pero su pasión es la didáctica, la historia y la filosofía de la ciencia. Diplomado en Estudios Avanzados en Historia de la Ciencia por la Universidad de Alicante (2000), está redactando una tesis doctoral que trata de los usos científicos de las cometas, no las astronómicas sino las que vuelan al final del hilo. También es Máster en Periodismo y Comunicación Científica por la UNED (2009) y Máster de Filosofía Teórica y Práctica especialidad Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia por la UNED (2011).

La Paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo* (1). Desde la Antigüedad a la Edad Moderna

Alberto Gómez Castanedo

Depto. Ciencias Históricas, Universidad de Cantabria. E- mail: agathocules@hotmail.com

RESUMEN

En este texto se pretende hacer un repaso de la historia de las ideas en relación con el origen de los seres humanos. El origen del género *Homo* ha sido, es y seguirá siendo una cuestión central en los estudios paleoantropológicos. Por ello, hacer un repaso histórico de las ideas sobre los orígenes de la humanidad es en cierto modo indagar sobre la base en la que se asienta la propia Paleoantropología. En este sentido, para conocer en detalle y poder reflexionar con una mayor objetividad sobre la materia científica, es preciso conocer la historia de las ideas y de la propia disciplina que se ocupa de su estudio. *eVOLUCIÓN* 6(2): 45-56 (2011).

Palabras Clave: Historia de las ideas, Paleoantropología, Homínidos, Seres humanos, Género *Homo*.

ABSTRACT

In this text we want to summarize the history of the ideas about the origins of the human beings. The origins of the genus *Homo* has been along the time a main topic on the paleoanthropologic studies. To make a historical review of the ideas about the origins of the humankind is, from our point of view, to research the main principles in which the discipline is sitting on. We think that to reflect with objectivity on the origins of the human beings implies to know the ideas of the discipline which research them. *eVOLUCIÓN* 6(2): 45-56 (2011).

Key Words: History of the ideas, Paleoanthropology, Hominids, Human beings, genus *Homo*.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas se ha asistido a un creciente interés por acercarse a la historia de la disciplina encargada de estudiar los orígenes humanos, la Paleoantropología. En este sentido, empieza a ser habitual que científicos, historiadores y filósofos de la ciencia traten de ubicar los logros de esta disciplina dentro de un contexto social e intelectual más amplio. Muchos autores se preguntan sobre la necesidad de estudiar o hacer un repaso histórico de las ideas sobre el origen de la existencia humana. Entienden que no se esconde un trabajo científico detrás del proyecto. Sin embargo, desde nuestro punto de vista, el objetivo se justifica al amparo de una mejor comprensión del desarrollo conceptual del que se ha nutrido la Paleoantropología, observando los precedentes ideológicos y el esquema de pensamiento en el que se ha movido, y se mueve, desde la aparición de esta ciencia a mediados del siglo XIX. Este tipo de trabajos puede observarse desde un punto de vista ahistórico, entendiéndose los mismos como revisiones científicas recubiertas por cierto envoltorio histórico y como producto de un tipo de servicio de la propia Historia. Sin embargo, también se puede adoptar

otro tipo de enfoque y es el de verlos como un intento plausible de la profesión de crear una conciencia histórica (Corbey y Roebroeks 2001). Murray (2001) entiende, y es la idea en la que nos queremos apoyar, que es necesario repasar de forma constante la historia de las diversas disciplinas científicas para evitar crear dogmas férreos sobre la base de asunciones determinadas y que puedan llegar a convertirse en verdades eternas e irrefutables. Precisamente es esa revisión histórica la que nos da la perspectiva de ver como las disciplinas cambian, avanzan, se desarrollan, evolucionan y se perfeccionan.

EL LOGOS CLÁSICO

Abordar la historia de la Paleoantropología, entendiéndola como una disciplina científica, implica tener en consideración los comienzos de un tipo de pensamiento que abandonó las, hasta entonces habituales, interpretaciones basadas en cuestiones del azar, en el mito, para comenzar a aplicar la razón a la comprensión de la naturaleza en general. Este tipo de razonamiento, que denominamos científico, arranca en la antigua Grecia, entre finales del siglo VII y comienzos del VI a. C. con la llamada Escuela de Mileto

(Makinistian 2004). En su pensamiento se pueden destacar algunas constantes nuevas, como el racionalismo, el inmanentismo (exclusión de divinidades mágicas, arbitrarias, irracionales, es decir, una apuesta por el materialismo) y la observación crítica y sistematizada del mundo que se empieza a ver como Naturaleza, en sus palabras *Physis* (Ferrer 1978).

La cuestión del hombre no fue un tema central en las preocupaciones de los primeros filósofos griegos. Lo primero era entender la *Physis* y los principios fundamentales (*arjé*) que regían la organización del cosmos. Parece ser que es en el siglo V, con los llamados sofistas, cuando el tema del hombre se convierte en una cuestión trascendental para los filósofos griegos. En esos momentos en Grecia se asiste a la instauración de la democracia ateniense que precisaba de nuevos planteamientos sociopolíticos, en los que la dimensión de los ciudadanos se orientaba a una mayor participación dentro de las esferas sociales y políticas. Junto a ello existía una amplia diversidad de opiniones sobre la naturaleza, lo que motivó que el interés de los pensadores basculara hacia otros ámbitos, como el antropológico y el social (Florez 1979).

Acercarse a la cuestión de los orígenes de la humanidad implicó para los pensadores griegos enfrentarse al tema del origen del cosmos y su estructura ordenada. Su idea de ver el mundo como Naturaleza les llevó a pensar que los mismos principios que regían el origen de la Tierra, los animales, plantas, etc. marcaban también la aparición de los humanos. En general puede decirse que los vínculos entre una teoría física del origen del mundo y una teoría naturalista de los orígenes humanos se encuentran de forma aparente en los trabajos de varios autores presocráticos (Goodrum 2002a). De particular interés fue la idea gradualista. Según ésta, dado que los animales y los humanos tenían un mismo origen natural, en los seres humanos se habrían producido ciertos estadios evolutivos. Autores como Arquélao (s. V a. C.) y Demócrito de Abdera pensaban que los primeros seres humanos habrían tenido formas de vida como las de los animales; paulatinamente el hombre habría ido despojándose de su inicial esencia bestial y habría ido adquiriendo las habilidades que posteriormente dieron lugar a la civilización (Goodrum 2004a).

La generación espontánea fue una de las principales explicaciones que hallaron para entender la aparición de los primeros seres vivos, argumento muy utilizado por pensadores como Anaximandro, Anaxágoras y Empédocles (Goodrum 2004a; Sánchez 2000). El mecanismo de la generación espontánea, como iremos viendo, fue un recurso utilizado para explicar la aparición de la vida desde época clásica hasta bien avanzado el siglo XIX. La idea general se centraba en considerar que algunas formas de

vida surgían de forma espontánea, a partir de materia no viva; en general de materia en descomposición. Aristóteles fue un defensor de esta propuesta, manteniendo que la materia, cuando se hallaba en las condiciones adecuadas, podía producir seres vivos (Cf. Goodrum 2002b; Parés 2004).

Este autor también defendió la idea de la *Scala Naturae* o cadena de seres (“*Chain of Being*”), sobre todo a partir de la introducción del concepto de gradación dentro de una idea filosófica más amplia, con orígenes en Platón. En este sentido, de todos los seres conocidos, los humanos habrían de ser los más perfectos (Balme 1962; Gotthelf 1989; Gundling 2005). La concepción de *Scala Naturae* emerge en época clásica y perdura hasta el siglo XIX. Nos revela un universo compuesto por una serie de eslabones ordenados jerárquicamente que van desde lo más evolucionado hasta lo más simple (Peretó 2000; Gundling 2005).

Tras las propuestas filosóficas desarrolladas por los sofistas, Platón y, posteriormente Aristóteles, asistimos a la pérdida de protagonismo en la Europa mediterránea de Atenas y sus áreas de influencia. Ello se debe a los profundos cambios políticos y sociales ocasionados por las conquistas de Alejandro Magno. La filosofía helenista tampoco supuso una revolución en cuanto a desarrollo de nuevas ideas. Más bien continúa siguiendo la estela dejada por los tres grandes filósofos griegos (Sócrates, Platón y Aristóteles). Los tres intentaron, por medio de la ética, encontrar una forma de que el hombre fuera feliz y en el nuevo mundo helenístico éste también fue el proyecto más importante. Destacaron escuelas como la epicureísta, los estoicos, cínicos y neoplatónicos, estos últimos recuperando la teoría de las ideas de Platón (Gaarder 1995).

Los epicureístas (con figuras como Epicuro de Samos o el latino Lucrecio) incidieron en la idea, desarrollada previamente por autores como Leucipo de Mileto y Demócrito de Abdera, de un origen atómico de los seres. Será Lucrecio (s. I a. C) quien refleje en su obra *De Rerum Natura* (“Sobre la Naturaleza de las Cosas”) la idea atomista más completa de la antigüedad sobre los orígenes de los seres y las cosas manteniendo que: “Estamos aquí porque después de infinitos siglos, millones de átomos en movimiento se juntaron según todas las combinaciones posibles y por eso no es extraño que hayan formado todos los seres que integran este mundo” (Cf. Goodrum, 2002b; Ayllon et al. 2005: 89). Junto a Lucrecio, Diodoro de Sicilia (s. I a. C.), relata como los primeros animales y humanos fueron generados espontáneamente del suelo. Vuelve a referirse a la idea gradualista reflejada en filósofos anteriores, afirmando que mientras al principio los seres humanos vivían de forma individual, sin agrupaciones sociales y enfrentándose por sí

MITO Y LOGOS BUSCAN SER UNA EXPLICACIÓN TOTAL DE LA REALIDAD	
MITO	LOGOS
<ol style="list-style-type: none"> 1. Exige la creencia. 2. Es producto de la imaginación. 3. Es la voluntad divina o cierto destino desconocido el que marca el devenir de los sucesos. 4. Las causas propuestas no se pueden demostrar. 5. Ofrece muchas explicaciones que se contradicen unas a otras. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Utiliza la razón. 2. Ofrece explicaciones razonables. 3. leyes necesarias y universales marcan el devenir de los sucesos. 4. Propone causas demostrables. 5. No se extiende en explicaciones y las que se dan ofrecen coherencia entre ellas.

Fig. 1. Diferencias más significativas entre los planteamientos explicativos míticos y los basados en propuestas racionales.

solos a un entorno hostil y peligroso, paulatinamente fueron formando grupos que dieron lugar a las primeras formaciones sociales. Igualmente habrían aprendido un lenguaje y una tecnología que, desde un estadio rudimentario inicial, fue evolucionado hacia un control de la metalurgia, permitiendo al hombre imponerse al entorno y progresar desde una economía de recolección a una de producción. El resultado final para muchos pensadores greco-latinos fue la aparición de las primeras ciudades y la formación de los primeros cuerpos legislativos (Goodrum 2004a).

En general, las ideas sobre los orígenes de la humanidad en la antigüedad son tan diversas como las escuelas existentes. Desde los planteamientos más naturalistas de los primeros pensadores a los más metafísicos, el hombre, no obstante, es una constante en las argumentaciones filosóficas y todas ellas deben ser entendidas en el contexto sociopolítico en el que se proponen y desarrollan. Sin embargo se pueden siempre encontrar ciertos puntos en común en las propuestas intelectuales desarrolladas en la antigüedad hasta los comienzos de la era cristiana (Goodrum, 2004 a). En este sentido, junto a ideas como la de la generación espontánea, destaca cierta concepción gradualista y de progreso a partir de un origen natural de los seres humanos. La llegada de las invasiones bárbaras, con intensidad desde el siglo III d. C., junto al creciente empuje del cristianismo, originó un colapso político, social y económico que motivó,

entre otras cosas, la emergencia de nuevas corrientes de ideas que también reformularán los conceptos en relación con los orígenes de la humanidad.

Los tiempos medievales. La antropología bíblica

Existe la creencia generalizada de que el colapso del Imperio Romano, que supuso un fuerte cambio de mentalidad en el occidente y tuvo fuertes implicaciones en la historia europea de la ciencia y la filosofía (Goodrum 2004a), estuvo motivado en gran medida por la expansión del cristianismo. Otros autores (Parés 2004) lo ven desde el punto de vista contrario y piensan que fue el cambio de mentalidad, que se observa desde el siglo III, en los ciudadanos del Imperio Romano lo que propició el triunfo del cristianismo. Esto tuvo gran trascendencia puesto que se produjo el paso de un conjunto de ideas antropológicas basadas en la razón y en la naturaleza, con los filósofos greco-latinos, a una antropología bíblica, con nuevas visiones sobre la humanidad, desarrolladas por los escritores cristianos medievales (Goodrum 2002a).

El contexto cultural de la Edad Media está marcado por el desarrollo de la filosofía escolástica. Ésta no surge hasta el siglo VIII en la escuela de Aquisgrán, con Carlomagno, pero hasta el siglo XII el escolasticismo, junto con el pensamiento árabe, no tendrá un fuerte influjo

sobre la concepción científica occidental. No obstante, parece ser que muchos de los primeros teólogos cristianos no rompen de forma radical con los relatos precedentes de las fuentes clásicas greco-romanas. Se pueden encontrar de forma ocasional autores que en los primeros momentos de este periodo siguen defendiendo un gradualismo en relación con la posibilidad de que los primeros seres humanos fueron en inicio seres salvajes, sin ningún tipo de conocimiento o saber práctico, pero que gradualmente habrían llegado a la civilización. Estas ideas pueden apreciarse en autores como Eusebio de Cesarea (s. IV) o Prudencio (s. V). Las posturas de estos autores se contraponían de forma radical a los conceptos impuestos por la antropología bíblica que defendía, en relación con la prehistoria humana y por medio de muchos autores medievales, que los primeros humanos habían sido creados con un conocimiento innato del lenguaje, además de con una mente racional y un conjunto de habilidades sociales que situaban a la humanidad por encima del resto de seres animales. Por ejemplo San Agustín, en su *Civitate Dei*, definía al hombre como *animal rationale mortale* (Ayllón et al. 2005). Por otro lado, Trigger (1992) hace referencia a la teoría de la degeneración, contrapuesta al pensamiento de desarrollo gradual de los seres humanos imperante en la época clásica, retomado en la Edad Moderna y por algunos autores de la época contemporánea. En esta corriente ideológica, los autores cristianos medievales interpretaban que los grupos humanos, creados por Dios a su imagen y semejanza, que abandonaron el Próximo Oriente con un bagaje tecnológico desarrollado habían ido fracasando paulatinamente en su intento de progreso, junto con la renovación de su Fe. Se habrían acogido a otro tipo de credos religiosos (politeístas, inmorales o idólatras). Esto se utilizó también para explicar las primitivas tecnologías de los cazadores-recolectores y de los agricultores a su llegada a tierras europeas. Incluso, el concepto de degeneración fue muy aceptado en el siglo XIX y utilizado para entender supuestas inferioridades raciales, además de para explicar todo tipo de excepciones al progreso como determinadas patologías que afectaban a variados ámbitos -físicos, culturales, económicos...- (Cf. Fernández-Armesto 2005).

La explicación para la existencia de una multiplicidad de lenguas posteriores la daba también el Viejo Testamento a partir del incidente de la Torre de Babel. De este modo, en los primeros siglos de la era cristiana se habría dado un “proceso de negociación” (Goodrum 2004a) por medio del cual los teólogos cristianos redefinieron el rol de la ciencia en la cultura europea. Así, mientras muchos autores rechazaron los planteamientos naturalistas, y, en cierto modo, evolutivos, de la filosofía clásica precedente, muchos otros vieron en las propuestas

paganas elementos de juicio interesantes para relanzar y potenciar las nuevas propuestas de pensamiento cristianas. En realidad, en relación con los orígenes de la humanidad los planteamientos paganos y cristianos coincidían en su interés por la cuestión. Además, en ambas visiones el proceso de creación se vinculaba a la formación del cosmos; el mayor punto de divergencia se centraba en el papel dado a los agentes creadores: procesos naturales en la cosmogonía pagana frente a un agente divino en el relato bíblico, con un plan preconcebido a partir de un deseo personal (Goodrum 2002a).

Se comienza a rechazar ideas como la de la generación espontánea, como se observa en las críticas a este argumento de Lactancio (uno de los padres de la Iglesia), o de Orígenes en el siglo III. La generación espontánea fue un tema de amplio debate, sobre todo, en los primeros siglos de la Edad Media, defendida por algunos autores en los momentos previos al medievo como Basilio de Cesarea (s. IV). Es más, incluso a pesar del frontal rechazo de Lactancio, este mismo autor llega a reconocer la posibilidad de que algunos organismos si habrían surgido espontáneamente del suelo, aunque, matizando, eso sí, que la intervención divina habría sido esencial. (Goodrum 2002a, b; 2004a). En cualquier caso, tras San Agustín (siglos IV/V) quedó establecida la idea de que en los orígenes todos los miembros de la humanidad habían sido creados por Dios de la forma en que las Sagradas Escrituras establecían, es decir a *imago Dei*. Por otro lado, autores como el propio San Agustín consideraron que el hombre fue creado por Dios, y los demás seres humanos son los descendientes de la primera pareja (Adán y Eva). Esto tuvo fuertes implicaciones en la mentalidad de la mayoría de los pensadores medievales, fuertemente lastrados por concepciones monogenistas reflejadas en sus discursos sobre los orígenes de la humanidad. Así, habría habido muchas razas, pero todas habrían tenido un ancestro común, lo cual suponía pensar que la humanidad era, desde la noche de los tiempos, una especie animal única (Goodrum 2004a).

A partir del siglo XIII, con el relanzamiento de los escritos de Aristóteles, se dará mucha importancia a los criterios sociales como elemento identificativo de la humanidad. Así, si el hombre era un animal político y social por naturaleza, como escribía Aristóteles en la *Política*, las costumbres no gregarias marcarían a los seres que habrían de quedar fuera del recinto de lo humano (Goodrum 2002a; 2004a; Fernández-Armesto 2005).

Además de la crítica a la propuesta gradualista, desarrollada por ciertos sectores de la filosofía clásica, otros aspectos del pensamiento medieval emergieron e, incluso, han permanecido en la órbita cultural de Europa Occidental hasta el siglo XIX. En este sentido destacan las precisiones

cronológicas, extraídas del Viejo Testamento, en relación con la edad de la Tierra. Se creía que el mundo tenía un origen relativamente reciente y que su duración no se prolongaría más allá de unos pocos miles de años más. Ciertos autores, incluso, propusieron un cálculo “más o menos acertado” de la edad de la Tierra. Autoridades rabínicas calculaban que el mundo tendría unos 3.700 años, Teófilo de Antioquia, a finales del siglo II, cifraba en 5698 años la edad del universo y esto se convirtió en algo defendido posteriormente por medio de figuras tan importantes como San Agustín o Lactancio (Goodrum 2002a). El papa Clemente VIII en el siglo XVI dató la creación en el 5199 a. C. Ramificaciones de esta idea las hallamos en el siglo XVII “gracias” a figuras como el obispo irlandés J. Ussher famoso por la publicación de una cronología en su obra *Annales Veteri Testamenti et Prima Mundi Origine deducti* que situaba la creación del mundo en el año 4004 a. C. o la del director del *St. Catherine's College* de Cambridge, J. Lightfoot, que, por medio de un análisis “mucho más agudo”, llegó a la precisa conclusión de que el suceso en cuestión había sido el 23 de Octubre de 4004 a. C. a las 9 de la mañana (Leakey y Goodall 1973; Daniel y Renfrew 1988; Trigger 1992; Renfrew y Bahn 1993).

Otra cuestión interesante fue el resurgimiento del interés por la filosofía y la ciencia griega tras la reconquista de los territorios cristianos de la Península Ibérica bajo dominio musulmán. Ello motivó que muchos trabajos y libros de autores árabes fueran traducidos al latín. Así, se produjo el impulso de un conocimiento muy importante que había sido desarrollado desde otra óptica, la musulmana, tras el decaimiento científico que se produce después de la caída del Imperio Romano, situación aprovechada por los árabes desde el siglo VI para extenderse desde su Arabia original hacia el Norte de África y la Península Ibérica. Las traducciones de las obras árabes al latín fueron utilizadas incluso hasta el siglo XVII. Algunas de ellas, incluso, predominando sobre las versiones directas griegas (Parés 2004). La situación resultante es de sumo interés pues todo ello, unido al auge de las primeras universidades, implicó un desarrollo de la actividad científica por medio de autores muy importantes del siglo XIII como Santo Tomás de Aquino (c.1225-1274), Boecio de Dacia (fl. c. 1260), Siger de Brabante (c. 1235-1284) y Robert Grosseteste (c. 1170-1253) (Goodrum 2004a). Todo ello hizo que resurgieran nuevos intereses científicos, además de revivirse la antigua polémica de la relación entre los relatos cristianos y los de la filosofía griega; unido a la extensión del conocimiento de Aristóteles que volvía a tener importancia en los asuntos de Ciencias Naturales. En este sentido, es importante el trabajo de autores como los citados previamente. Santo Tomás de Aquino, por ejemplo, intentó conciliar

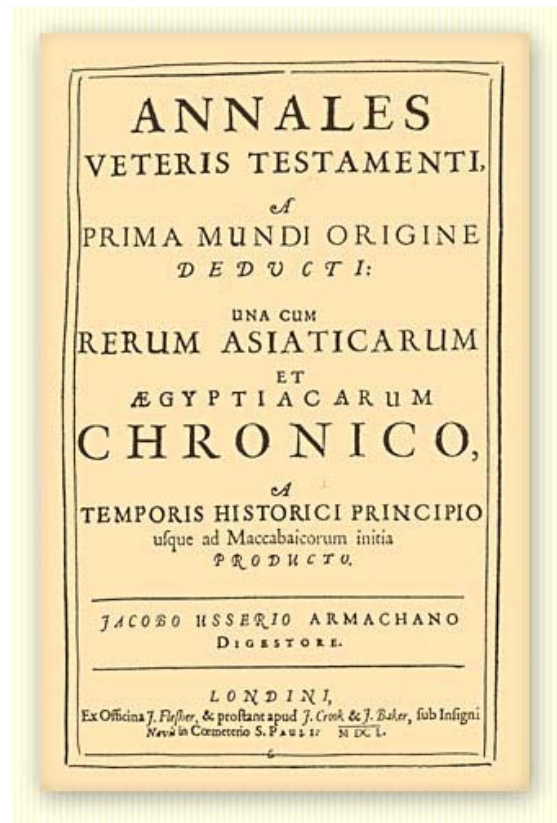


Fig. 2. Obra del Arzobispo J. Ussher

la filosofía aristotélica con el cristianismo, argumentando que Dios se había revelado a los hombres tanto por medio de la Biblia como de la razón, incidiendo en la idea de los seres humanos como animales racionales defendida por San Agustín. En su máxima contribución en ese intento de conciliación de ideas, la *Summa Theologica*, Santo Tomás llegó a afirmar que el verdadero razonamiento no podía llevar al hombre a conclusiones que fueran en contra del cristianismo. No obstante, la idea de que ciertos organismos vivos surgieran de forma espontánea de la carne putrefacta y otras materias en descomposición fue considerada compatible con la filosofía cristiana por Santo Tomás (Gaarder 1995; Sánchez 2000; Makinistian 2004).

Tras la muerte de Santo Tomás, la teología empezó a perder importancia para la filosofía y la ciencia, y comienza a establecerse una relación más libre entre la fe y la razón. Esto motivó el surgimiento de una nueva concepción científica y un nuevo fervor religioso. Así, se asentarán las bases para profundas transformaciones socio-culturales y económicas que desde el siglo XIV comienzan a vislumbrarse en Italia y que rápidamente se extienden al resto de Europa durante los siglos XV y XVI. Es el llamado Renacimiento (Gaarder 1995). El desarrollo de nuevas concepciones intelectuales, aparecidas con los autores humanistas de este periodo y, posteriormente de la Revolución científica, motivó que el estudio de los orígenes de la

humanidad en su conjunto sufriera una importante transformación (Trigger 1992; Goodrum 2004a).

LA EDAD MODERNA. RENACIMIENTO, BARROCO E ILUSTRACIÓN

La llegada de la modernidad trajo consigo importantes novedades. En lo que a este texto se refiere las más importantes se relacionan con los cambios y avances en los ámbitos cultural y científico. No obstante, las esferas sociales, económicas y políticas también se vieron afectadas por una nueva actitud frente al mundo que rompe con el pasado medieval. De hecho, se acuñan nuevos conceptos. El más significativo es el de Renacimiento, como ejemplo de intento de ruptura con la tradición medieval y de la búsqueda de una recuperación del pasado clásico grecolatino. Dentro de la Edad Moderna se suele distinguir tres periodos claramente diferenciados. Por un lado el Renacimiento, que comprendería los siglos XV y XVI, el Barroco que englobaría el siglo XVII y principios del XVIII y la Ilustración, encuadrada en el siglo XVIII.

El Renacimiento es un periodo histórico y a la vez un proceso de transformaciones y de asentamiento de nuevas ideas y percepciones. En palabras de Gribbin (2003) fue la época en la que los europeos occidentales perdieron el temor a los antiguos y se dieron cuenta de que podían contribuir a la civilización y a la sociedad tanto como lo habían hecho los griegos y los romanos. Durante el Renacimiento surge un movimiento conocido como Humanismo, cuya principal característica es una ruptura total con el teocentrismo de la Edad Media, colocando al hombre como eje vertebrador de todas las actividades realizables en cuanto que se consideraba que la posesión de la razón le facultaba para ello. Se incrementa el interés por el pasado grecolatino, ahora lo que se busca es volver a “los orígenes”, lo que significaba, sobre todo, volver al humanismo de la antigüedad. En este sentido emerge un creciente interés por recuperar viejas obras artísticas y escritos y se pone de moda el estudio del griego como medio de acceso al conocimiento de la antigua Grecia (Gaarder 1985). Por otro lado, durante el Renacimiento también se alentó el desarrollo de novedosos trabajos de investigación. Se logran, además, nuevos aprendizajes que propician una perspectiva más amplia y documentada de la naturaleza. En esta línea, la ampliación del mundo conocido conllevó la toma de contacto con nuevas especies de plantas y animales, lo que motivó la elaboración de grandes enciclopedias con importantes materiales gráficos, además de la creación de museos y jardines botánicos como los generados por Ulisse Aldrovandi de Bolonia (1522-1605), Leonardo Fuchs (1501-1566) o

Jerónimo Bock (1498-1554) (Makinistian 2004; Parés 2004).

Destacan también los trabajos y avances en anatomía cuya figura más destacada fue Andreas Vesalio quien superó las aportaciones de Galeno. Su trabajo impulsó una actividad ingente en el campo de la biología desde mediados del siglo XVI, generando trabajos importantes con autores como Gabrielle Fallopio (1523-1562) y Bartolomeo Eustachio (1510-1574).

Durante el siglo XVII, en el siglo del Barroco, se produce la llamada Revolución Científica. Ésta afectó en cierto modo a todas las áreas del saber, aunque hubo ámbitos donde los cambios fueron más profundos, como en la física, las matemáticas, la mecánica y la astronomía. Destaca sobre todo el trabajo de autores como Isaac Newton, con quien culmina la ciencia del siglo XVII, Kepler o Galileo (Parés 2004). En definitiva en el siglo XVII se produjo el nacimiento de la ciencia moderna que no es más que el segundo episodio de una historia que comenzó con la *episteme* clásica griega. Es el producto de un largo proceso en el que han intervenido diversos elementos de tradiciones de pensamiento diferentes. Ese largo devenir implicó una profunda renovación doctrinal (desarrollo de teorías filosóficas como el racionalismo y el empirismo), metodológica (métodos de trabajo nuevos como la filosofía matemática de Galileo) e instrumental (desarrollo de inventos como el telescopio y microscopio) además de en la propia organización del conocimiento (Gribbin 2003; Parés 2004).



Fig. 3. El telescopio fue una de las grandes aportaciones de la época. Generalmente, se atribuye su invención a Hans Lippershey, un fabricante de lentes holandés, alrededor de 1608, aunque es muy probable que fuera invento original del científico británico Leonard Digges a mediados del siglo XVI (Gribbin 2003). Galileo Galilei construyó uno, y de 1609 data el primer telescopio registrado. La importancia de este ingenio fue notable permitiendo avances importantes en astronomía.

En todo este contexto de transformaciones sociales, políticas, económicas y culturales, las ideas en relación con los orígenes de la humanidad, su posición y antigüedad en la Tierra también han experimentado sus cambios. No sólo debido a las nuevas concepciones derivadas de los cambios de enfoque en la investigación científica, sino también debido a la llegada de novedades procedentes de ultramar, a nuevos descubrimientos en ámbitos como el geológico y a un cambio de intereses y una recuperación del gusto por lo clásico, que se tradujo en un coleccionismo desahogado buscando por doquier reliquias y objetos antiguos.

Esta actitud generó un anticuarianismo con una doble vertiente: la meramente coleccionista, a veces cubierta de un barniz panegírico de lo patrio, y la científica que sentó las bases para el desarrollo de una arqueología científica en el siglo XIX. Del mismo modo, además, se plantean nuevas preguntas y reflexiones que desafían las concepciones bíblicas medievales sobre los orígenes de los seres humanos, su desarrollo y las producciones culturales asociadas a ellos (Trigger 1992).

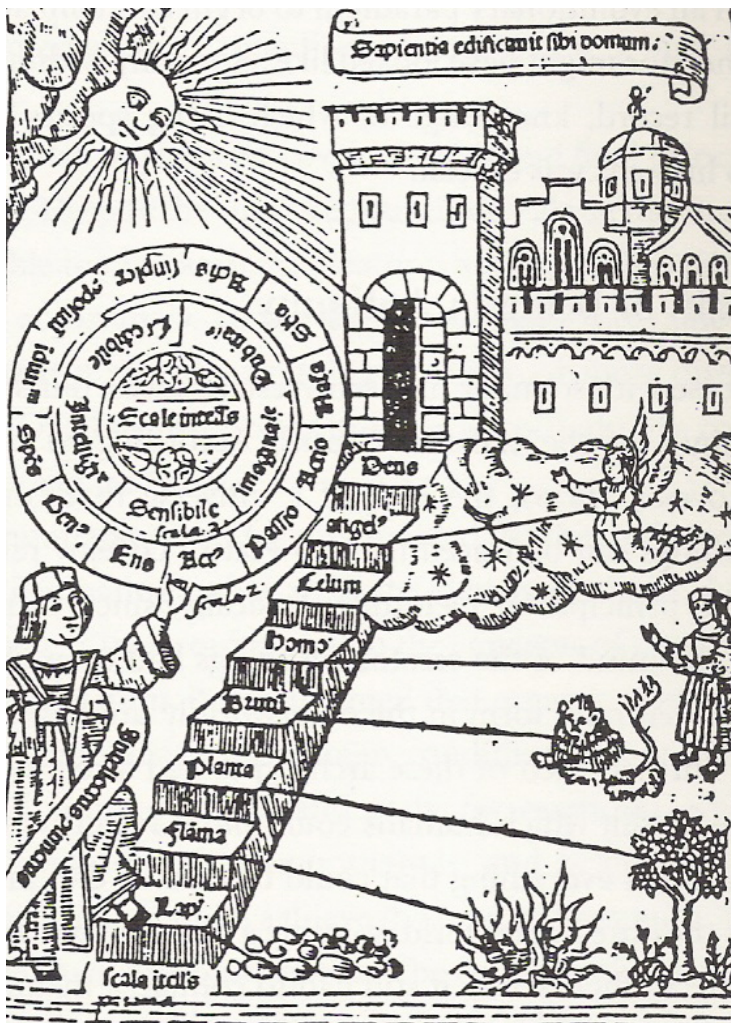


Fig. 4. Representación de comienzos del siglo XVI de la Cadena de Seres o *Scala Naturae* (Kuntz y Kuntz 1987, citado por Gundling 2005).

En época moderna nuevas teorías, como la preadamita de Isaac de la Peyrère, a mediados del siglo XVII, intentaron retomar el camino marcado por los pensadores clásicos, hablando de grupos humanos antiguos en estadios evolutivos en lento progreso hacia la civilización y enfrentándose a las doctrinas monogenistas bíblicas imperantes en la época medieval (Trigger 1992; Goodrum 2004a).

Aparte de la recuperación de textos clásicos, los autores renacentistas fueron pioneros en la búsqueda y conservación de bienes muebles e inmuebles de la antigüedad.

Por otro lado, la ampliación del mundo conocido, con los descubrimientos de América y el contacto con nuevas sociedades de África, Asia e India, comenzó a iluminar las mentes de los autores de la Edad Moderna. Durante los viajes se comenzó a ver grupos humanos que presentaban registros históricos que no concordaban con las tesis cronológicas extraídas de la Biblia. En este sentido, en relación con los nativos americanos, los primeros contactos suscitaban preguntas a propósito del origen y procedencia de aquellas nuevas gentes. Entre los siglos XVI y XVIII se especuló con múltiples posibilidades. Se argumentaba que serían descendientes de pueblos como los israelitas, cananeos, iberos... En el siglo XVI José de Acosta enunció la teoría de que los indios americanos procedían de movimientos migratorios, que habían cruzado el estrecho de Bering. Por su parte, la teoría degeneracionista vió en estos nativos la supervivencia de unas formas corruptas de vida patriarcales y su "retraso" tecnológico y cultural se explicó aludiendo a supuestos enfados divinos.

Uno de los primeros golpes de gracia a todo este tipo de ideas extendidas desde el medievo, y que a la vez ofrecía una explicación sobre el origen de las gentes del Nuevo Mundo vino, como hemos mencionado previamente, de la mano de un autor de mediados del siglo XVII, el teólogo calvinista francés Isaac de la Peyrère (1594-1676) quien propuso la llamada teoría preadamita en su obra *Praeadamitae*. Avanzando en una idea de una poligénesis de los pueblos y las razas, manifestaba en su trabajo que el mundo había sido ocupado algunos siglos antes de la creación de Adán. Esta circunstancia, evidentemente, suponía torpedear en su línea de flotación la tesis básica mencionada en el Génesis bíblico. De la Peyrère sostenía, además, que mientras Adán había sido padre del pueblo judío, los preadamitas fueron los antepasados reales de todas las gentes en el mundo, entre los que se incluían los grupos humanos recién descubiertos en América. Por otro lado, se asumía que estos pueblos estarían libres del pecado original porque éste se refería en la Biblia a Adán y a sus descendientes en tierras judías. A partir de ello de la Peyrère consideraba que Adán sólo había sido ancestro de los judíos y por ello la Biblia más que

ser una historia de toda la humanidad era sólo una historia de los hebreos. (Trigger 1992; Goodrum 2004a; Fernández-Armesto 2005).

La visión bíblica sobre los orígenes de la humanidad y su posición en la Tierra también se vio afectada por las propuestas desarrolladas desde otros frentes, como la surgida a partir del desarrollo de nuevas teorías geológicas o del estudio de fósiles. De este modo, algunos autores del s. XVII concibieron el origen del planeta como un proceso gobernado por leyes naturales. Destacan principalmente las teorías sobre la formación de la Tierra desarrolladas por Thomas Burnet (1635-1715), William Whiston (1667-1752) y G.W. Leibniz (1646-1716). Estos autores propusieron un desarrollo histórico del planeta manejando una serie de postulados imposibles de conciliar con la visión tradicional de un cuerpo relativamente joven e impermeable a los cambios. Junto a ello, el debate sobre el origen de los fósiles que se estaban hallando por toda Europa proporcionó el abono necesario para que germinaran nuevas ideas sobre la formación de los estratos geológicos y la historia de la vida sobre la Tierra. En este sentido en relación con la vida en la Tierra, el estudio y la explicación de los fósiles había pasado por diversas etapas, una de las más aceptadas, porque contaba además con el beneplácito de la Iglesia, era catastrofista. Por ejemplo en el siglo XVI Leonardo da Vinci se dio cuenta del significado real de los fósiles, pero sus ideas fueron desautorizadas radicalmente por la Iglesia. En el siglo XVIII se empezó a considerar ya que eran de origen orgánico. Saber cuándo habían vivido aquellas criaturas requería hallar una explicación dentro de los márgenes establecidos por la Iglesia y por ello el modelo del Antiguo Testamento y la Creación fueron los seguidos. Una explicación muy aceptada fue la historia de las Inundaciones en la que se sugería que todas las criaturas, salvo las rescatadas por Noé, habían perecido bajos las aguas. Por ello, esos fósiles serían los restos de aquellas criaturas que no fueron recogidas en el arca bíblica, y que quedaron cubiertas por los desechos de la Tierra tras la retirada de las aguas. Esta idea se llegó a conocer como la Teoría del Diluvio y fue muy apoyada por la Iglesia. No obstante, un gran número de autores veía con recelo estas argumentaciones pues se estaban hallando en diferentes niveles geológicos grupos de animales fosilizados, diferentes entre sí, que demostraban su existencia en diferentes periodos geológicos (Leakey y Goodall 1973).

De este modo, los avances en Geología y Paleontología, desarrollados durante la Revolución Científica, fueron de suma importancia para la comprensión de los orígenes de la humanidad y el contexto en el que ésta se produjo. Todo ello ayudó a plantear una metodología de trabajo con la cual estudiar los orígenes humanos de una forma científica (Goodrum 2004a).



Fig. 5. Michele Mercati (1541-1593)

Por otro lado, al tiempo que se estaba produciendo la llegada a Europa Occidental de informaciones etnográficas que acentuaron el debate entre las tradicionales y las nuevas visiones de la historia humana, nuevos elementos se sumaron arrojando más leña al fuego. Esta vez en forma de herramientas de piedra, útiles caseros, ídolos religiosos, ropajes exóticos, etc. que procedían de ultramar y a los que se sumaron los recogidos por toda Europa desde el siglo XVI por anticuarios y geólogos. Muchas veces eran vistos como meras curiosidades y a veces no se distinguía si eran de origen humano o natural. Gran parte de ellos eran tan sólo objetos de piedra con formas exóticas. Por ejemplo, las herramientas de diferentes tipos de piedra, afiladas, habían sido incluso conocidas por autores del periodo clásico pero se pensaba que habían sido lanzadas por Zeus y las llamaron “rayos” (*Ceraunia*; El concepto, etimológicamente, procede del griego. El término griego para referirse a la voz “rayo” es *κεραυνός*. *Κεραυνιος α ον* para referirse al fognazo del rayo, el relámpago). Sobre ellos se disertó bastante pero una de las primeras y más ingeniosas reflexiones sobre el particular vino, a finales del siglo XVI, de la mano del italiano Michele Mercati, naturalista y cuidador del jardín botánico del Vaticano y médico del papa Clemente VIII. Este autor se dio cuenta de que el verdadero origen de los llamados *ceraunia* se encontraba en la mano humana.

Consideraba que habían sido armas de piedra hechas por los antiguos europeos antes de que pudieran descubrir cómo se hacían herramientas de metal. La observación en sí fue genial por lo novedosa y rupturista en relación con lo que se pensaba, pero más genial fue relacionar el hecho con lo que procedía de ultramar. Los *ceraunia* europeos proporcionaban evidencias claras de que en algún momento de la Historia los antiguos europeos habían estado al mismo nivel cultural y tecnológico que los de América. Este reconocimiento de los *ceraunia* como artefactos culturales pertenecientes a un pasado remoto de Europa abrió la puerta al desarrollo de una arqueología prehistórica. No obstante, las ideas de Mercati no fueron publicadas durante su vida y esta renovación ideológica no se produjo hasta finales del siguiente siglo. Será pues a partir de finales del s. XVII cuando anticuarios y naturalistas discutan ampliamente sobre la idea de que los *ceraunia* eran objetos producidos por los humanos y no por ningún evento natural (Leakey y Goodall 1973; Daniel y Renfrew 1986; Trigger 1992; Goodrum 2002c; 2004a,b). Durante el siglo XVIII se siguió discutiendo sobre la cuestión, destacando, en este sentido, las interpretaciones de autores como la del geólogo británico John Woodward (1665-1728) quien proporcionó argumentos convincentes de que, en verdad, los *ceraunia* fueron herramientas usadas en un remoto pasado (Goodrum 2004a).

En el siglo XVIII también los geólogos siguieron aportando, al calor de diferentes hallazgos, ideas y pruebas que dañaban la visión tradicional bíblica de la historia de la Tierra y la vida. Se fue asentando la idea de una historia bastante más larga de la propuesta antaño. Debemos citar al naturalista francés Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788). Este autor reconoció que los fósiles y los niveles de rocas sedimentarias implicaban una gran edad del planeta y que la superficie de éste había experimentado considerables cambios a lo largo del tiempo. Publicó un trabajo a finales de siglo *Époques de la Nature* (1778), en el que esbozó una historia de la Tierra intentando explicar su origen, rasgos geológicos y los fósiles. Para Buffon, los humanos habían aparecido recientemente en el tiempo, al final de una serie de eventos geológicos que acabaron conformando la Tierra en su forma moderna. Buffon propuso una teoría del origen de las especies por procesos naturales, pero basándose en el mecanismo de la generación espontánea. Este autor retomó las ideas gradualistas clásicas, argumentado que los primeros seres humanos estaban desnudos cultural y tecnológicamente y que paulatinamente fueron adquiriendo habilidades que les llevaron a organizarse en sociedades más complejas.

Igualmente, el trabajo y las aportaciones del británico James Hutton (1726-1797) fueron de suma importancia en relación con este tema.

Hutton fue el autor que sentó las bases para el desarrollo de una idea conocida como Uniformismo (Daniel y Renfrew 1988, Lewin 2005) según la cual los principales rasgos geológicos de la Tierra son el resultado de procesos diarios y graduales y no de eventos ocasionales y violentos. Los postulados de Hutton serán ratificados por otros dos autores británicos en el siglo XIX, el primero, fundador de la Geología moderna inglesa, Charles Lyell (1797-1875) y, el segundo, William "Strata" Smith (1769-1839). La teoría uniformista estuvo enfrentada con la teoría catastrofista, uno de cuyos principales defensores fue Georges Cuvier (1769-1832), pero también W.D. Conybeare (1757-1857) geólogo inglés que se mostró partidario de la existencia de tres diluvios antes del de Noé o, el también británico, William Buckland (1784-1856). El catastrofismo, según S.J. Gould (citado por Makinistian 2004) es una compleja doctrina de multitud de facetas, pero que se centra en la afirmación de que el cambio geológico se concentra en escasos periodos de paroxismo a escala prácticamente global: inundaciones, fuegos, elevación de las montañas, fractura y hundimiento de continentes; en pocas palabras, todos los componentes habituales del Apocalipsis bíblico.

Por su parte a mediados del s. XVIII se publicó "*Telliamed*", obra de Benoit de Maillet en la que proponía (en deuda con las ideas del danés Nicolaus Steno -1638-1686-) que las montañas de roca sedimentaria contenían fósiles marinos que se habían estado formando durante miles de años en el fondo del mar. De Maillet incluso retomó la idea, no abandonada aún en la época, de la generación espontánea de los seres diciendo que de esa forma se había originado la vida en los océanos y que, posteriormente, de forma gradual, se fue desplazando hacia la tierra (Goodrum 2004b). La generación espontánea siguió siendo una teoría rodeada de una fuerte controversia, especialmente entre finales del siglo XVII y finales del siglo XIX. La fecha de 1862 marca el relativo punto final de este tema hartamente debatido en la historia de la Biología. Fue en ese momento cuando los trabajos de Louis Pasteur arrinconaron y terminaron por derrotar de forma definitiva la idea de que el surgimiento de la vida procedía de materia inerte. Previamente los trabajos de autores como Francesco Redi a finales de la década de 1660 o los de Antoni van Leeuwenhoek a finales de la década de 1770, asestaron fuertes golpes a esta teoría. Posteriormente el fisiólogo italiano Lazzaro Spallanzani (uno de los fundadores de la biología experimental) fue capaz de demostrar la inexistencia de generación espontánea. Los inmovilistas de esa época no dieron validez a sus experimentos, a pesar de su rotundidad, y expusieron como argumento que se había alterado el aire del interior del recipiente por efecto del calor, eliminando los principios creadores de la



Fig. 6. Representación de lo que E. Tyson llamó un Pygmy (chimpancé infantil) publicada en *The Anatomy of a Pygmy Compared with that of a Monkey, an Ape and a Man*. 2nd ed. London. Impreso por T. Osborne, 1751.

vida; otros autores, como Voltaire, aplaudieron los trabajos de Spallanzani (Strick 1999; Gribbin 2003; Parés 2004). El tema de la generación espontánea seguirá siendo defendido en el siglo XIX, un ejemplo lo tenemos en las teorías de Lamarck o los supuestos defendidos por el biólogo británico Henry Bastian (Strick 1999; Makinistian 2004).

En el siglo XVIII también se retoma con fuerza la idea de la *Scala Naturae* con origen en Platón y Aristóteles, aunque la idea se había estado manteniendo, como ya hemos visto, en los siglos precedentes. El hecho es que el pensamiento cristiano de la época medieval y del Renacimiento consideraba de diferente forma a los humanos respecto a otros seres vivos. Los humanos poseían capacidades como un alma racional e inmortal de la que carecían el resto de los seres vivos. Eso les colocaba, como ya dijimos, en la cima de la creación, en el peldaño superior de la escalera de la naturaleza (*Scala Naturae*). Esta idea comienza seriamente a cuestionarse cuando se empiezan a descubrir los grandes primates y se traen a Europa para su estudio, principalmente en el siglo XVII y XVIII,

procedentes de lugares como Angola o el Sureste de Asia. Autores como el holandés Nicholas Tulp (1593-1674) o Jacob Bontius (1592-1631) hicieron descripciones iniciales de chimpancés y orangutanes (Gundling 2005).

Sin embargo, será el británico Edward Tyson (1650-1708) quien realice la primera disección de un chimpancé (1699), comparándola con la anatomía humana y la de otros monos (Corbey 2005; Gribbin 2005). Tyson halló múltiples similitudes anatómicas entre los humanos y los chimpancés lo que le llevó a considerar a su espécimen como un eslabón intermedio entre los monos y los humanos dentro de la cadena de seres (para una revisión más amplia de esta cuestión cf. Corbey 2005, capítulo 2; Gribbin, 2005, pp. 131-132). Lo interesante de todo es ver cómo se redefinía la posición de los humanos y de los grandes primates dentro de la cadena de seres. En ese sentido destaca el trabajo del naturalista botánico sueco Carlos Linneo (1707-1778). Linneo, basándose en el estudio de especímenes de la época, además de en fuentes literarias, publica *Systema Naturae* (1735 y varias reediciones posteriores) que hará de él el fundador de la Taxonomía. La Taxonomía es la ciencia que se encarga de la clasificación de los organismos o taxones que describen jerárquicamente las relaciones de parentesco y similitud entre organismos. El sistema de clasificación más famoso es el binomial de Linneo (Cela y Ayala 2001). Existen intentos de clasificación previos al realizado por Linneo. En el siglo XVII John Ray intentó obtener una buena clasificación de animales y plantas que permitiera a los estudiosos del momento “huir” del antropocentrismo que caracterizaba el estudio del mundo natural, procedente de las ideas del Génesis bíblico. Lo hizo siguiendo los criterios de división lógica establecidos por Aristóteles. Sin embargo, no superó el trabajo de Linneo. Éste con su sistema de clasificación en cuatro niveles (clase, orden, género y especie), en el *Systema Naturae*, adquirió una claridad y consistencia que estaban ausentes en los intentos de clasificación anteriores (Young 1998).

Dentro de su sistema Linneo creó la categoría de *Antropomorpha*, que en 1758 sustituye por la de un nuevo orden, el de los *Primates*. En este orden se incluían monos y grandes primates, además de los humanos, agrupados todos en el género *Homo*, siendo los humanos *Homo sapiens* y los chimpancés, por ejemplo, *Homo sylvestris* *Ourang Outang*. Linneo, por lo tanto, creía que los seres humanos pertenecían al mismo género que los monos.

Linneo era una persona muy religiosa y muy creyente en Dios (nada extraordinario en la época) y seguía una tendencia de pensamiento fijista. El fijismo es la idea que considera que todos los seres fueron creados y no han variado a lo largo del tiempo. En realidad el fijismo era la



Fig. 7. Carlos Linneo (1707-1778)

opinión mantenida dentro del cristianismo que la entremezclaba con el creacionismo, proponiendo pues la creación de los seres vivos por Dios tal y como son. En esta línea de pensamiento Linneo consideraba pues que la obra de Dios había sido magnífica y que había creado un número concreto de especies con sus particulares características; el objetivo de todo naturalista debería ser identificar todas esas especies y clasificarlas. Se negaba así, por parte de Linneo y los seguidores de esta idea, cualquier posibilidad de transformación.

Sólo en su última época abrió la puerta a cierta posibilidad de transformismo con el objetivo de explicar ciertas variaciones vegetales; en este sentido consideró que Dios quizás hubiera creado géneros en lugar de especies, apareciendo éstas a partir de las primeras como resultado de influencias ambientales (Goodrum 2004b; Makinistian 2004; Corbey 2005).

No obstante, lo que debe de reconocerse es que el trabajo de Linneo colocó a los seres humanos en un esquema conceptual nuevo, en el que se les debería de ver como unos seres vivos más y que podían ser estudiados científicamente (Goodrum 2004b). Linneo tuvo detractores como De Buffon quien consideró que había infravalorado a los humanos. Este naturalista francés pensaba que más allá de las semejanzas existentes entre el chimpancé y los humanos, el primero seguía siendo una bestia, un animal, en sus palabras. Posteriormente, a finales del XVIII, el alemán Johann F. Blumenbach rechazó algunas de las entradas de la taxonomía primate de Linneo. Así, en su tratado sobre las razas humanas, *De Generis Humani Varietate Nativa* (1775), separó a humanos de primates. A los primeros les ubicó dentro del orden de los *Bimanus* (con dos manos) y a los primates africanos y asiáticos, junto con otros primates no humanos, les incluyó, basándose en cuestiones funcionales, en el de

Quadrumana -cuatro manos-. Blumenbach fue el primero en distinguir entre los chimpancés africanos, a los que llamó *Simia troglodytes*, y los orangutanes asiáticos, a los que nombró como *Simia satyrus*. Blumenbach consideraba que los primates estaban relegados a una vida arbórea y confinados a un desplazamiento sobre cuatro extremidades, muy contrario al tipo de vida humano, “mucho más digno”, con un desplazamiento sobre dos extremidades, con una postura erguida y unas aptitudes manipulativas que le permitían dar rienda suelta a su inteligencia (Corbey 2005). En relación con las diferentes razas humanas, Blumenbach las concibió como degeneraciones a partir de una que él consideraba el tipo primordial perfecto, los Caucasicos, quienes vivían cerca del mar Caspio (Goodrum 2004b; Corbey 2005).

La cuestión de la ubicación dentro de la naturaleza de los seres humanos fue pues un tema harto enrevesado a lo largo de la Edad Moderna. Los criterios para hacer distinciones entre humanos y grandes primates, a la luz de las semejanzas entre ambos, eran controvertidos. El poder de las interpretaciones bíblicas seguía pesando fuerte y las propuestas que se realizaban eran miradas con lupa muy crítica desde los estamentos eclesiásticos. Las semejanzas anatómicas, las diferencias funcionales, la marcha erguida, la capacidad de hablar, etc. fueron esgrimidos como argumentos tanto como para apoyar la exclusividad humana como para negarla. Es interesante, por ejemplo, traer a colación las ideas de James Burnnet. Se trataba de un juez escocés, más conocido como Lord Monboddó (1714-1799). Pensaba que los orangutanes eran una clase de la raza humana y que su carencia de lenguaje era meramente accidental. Consideraba que en caso de que hubiesen recibido una educación adecuada habrían sido capaces de hablar (Daniel y Renfrew 1988; Ridley 2004).

No obstante, el peso religioso seguía siendo muy fuerte y los defensores de la idea de que humanos y primates eran, cuanto menos, muy similares se encontraron con muchos problemas.

Por otro lado, como hemos visto, los avances experimentados en múltiples campos como el geológico o el biológico en los siglos de la Edad Moderna aportaron argumentos muy interesantes que permitían cuestionar seriamente las visiones tradicionales de carácter bíblico en relación con el origen de la Tierra y la aparición y duración de la vida en ella. No obstante, las explicaciones en relación sobre cómo aparecieron y cómo habrían sido los primeros humanos aún no estaban claras (Goodrum 2004b). En el siglo XIX nuevos descubrimientos y avances, sumados fundamentalmente a los del siglo XVIII, arrojarán más luz sobre esta cuestión.

REFERENCIAS

- Ayllón, J.R., Izquierdo, M. y Díaz, C. 2005. *Historia de la Filosofía*. 3ª Ed. Ariel, Barcelona.
- Balme, D.M. 1962, Development of Biology in Aristotle and Theophrastus: Theory of Spontaneous Generation, *Phronesis*, 7: 91-104.
- Cela-Conde, C.J. y Ayala, F.J. 2001. *Senderos de la evolución humana*. Alianza. Madrid.
- Corbey, R. 2005. *The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-human Boundary*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Corbey, R. y Roebroeks, W. Eds. 2001. *Studying Human origins: Disciplinary History and Epistemology*. Amsterdam Univ. Press, Amsterdam.
- Daniel, G. y Renfrew, C. 1988. *The Idea of Prehistory*. Butler and Tunner Ltd., Frome, Somerset.
- Fernández-Armesto, F. 2005. *Breve Historia de la Humanidad*. Ediciones B, Barcelona.
- Ferrer, F. 1978. Los pensadores jonios En: Montero, F. (Dir.) *La Filosofía Presocrática*. Univ. Valencia, Valencia.
- Florez Miguel, C. 1979. *La Filosofía de los Presocráticos a Kant*. Univ. Salamanca, Salamanca.
- Gaarder, J. 1995. *El Mundo de Sofía*. 10ª Ed. Siruela, Madrid.
- Goodrum, M.R. 2002a. Biblical Anthropology and the idea of Human Prehistory in Late Antiquity, *History and Anthropology* 13: 69-78.
- Goodrum, M.R. 2002b. Atomism, atheism, and the spontaneous generation of human beings: The debate over a natural origin of the first humans in seventeenth century Britain. *J. History of Ideas* 63: 207-224.
- Goodrum, M.R. 2002c. The meaning of 'Ceraunia': archaeology, natural history, and the interpretation of prehistoric stone artefacts in the eighteenth century. *British J. Hist. Sci.* 35: 255-269.
- Goodrum, M.R. 2004a. Prolegomenon to a history of paleoanthropology: The study of human origins as a scientific enterprise. Part 1. Antiquity to the eighteenth century. *Evol. Anthropol.* 13: 172-180.
- Goodrum, M.R. 2004b. Prolegomenon to a history of paleoanthropology: The study of human origins as a scientific enterprise. Part 2. Eighteenth to the twentieth century. *Evol. Anthropol.* 13: 224-233.
- Gotthelf, A. 1989. Teleology and spontaneous generation in Aristotle: A discussion. *Apeiron* 22: 181-93.
- Gribbin, J. 2003. *Historia de la Ciencia. 1543-2001*. Crítica, Barcelona.
- Gundling, T. 2005. *First in Line. Tracing our Ape Ancestry*. Yale Univ. Press, New Haven y Londres.
- Leakey, L.S.B. y Goodall, V.M. 1973. *Hacia el Desvelamiento del Origen del Hombre*. Aguilar, Madrid.
- Makinistian, A. 2004. *Desarrollo Histórico de las Ideas y Teorías Evolucionistas*. Prensas Universitarias de Zaragoza, Zaragoza.
- Murray, T. 2001. On "normalizing" the Palaeolithic: An orthodoxy questioned. Pp. 29-43. En: Corbey, R. y Roebroeks, H. (eds.) *Studying Human Origins. Disciplinary History and epistemology*. Amsterdam Univ. Press,
- Parés, R. 2004. *Cartas a Nuria. Historia de la Ciencia*. Ed. Almuzara, Córdoba.
- Peretó Magraner, J. 2000. El árbol de la vida. ¿De lozano a marchito?, *Discurso de recepción como miembro numerario de la Sección de Ciencias Biológicas del Institut d'Estudis Catalans*. Barcelona, 13 de Noviembre de 2000.
- Renfrew, C. y Bahn, P. 1993. *Arqueología. Teorías, Métodos y Práctica*. Akal, Madrid.
- Ridley, M. 2004. *Qué nos Hace Humanos*. Taurus, Madrid.
- Sánchez Acedo, C. 2000. *Origen y Evolución del Parasitismo*. Univ. Zaragoza, Zaragoza.
- Strick, J. 1999. Darwinism and the origin of life: The role of H. C. Bastian in the British spontaneous Generation Debates, 1868-1873. *J. Hist. Biol.* 32: 51-92.
- Trigger, B. 1992. *Historia del Pensamiento Arqueológico*. Crítica, Barcelona.
- Young, D. 1998. *El Descubrimiento de la Evolución*. Ed. del Serbal, Barcelona

Información del Autor

Alberto Gómez Castanedo es Licenciado en Historia y DEA en Prehistoria por la Universidad de Cantabria. Ha sido becario y técnico contratado como Arqueólogo en el Museo de Prehistoria y Arqueología de Cantabria. Ha publicado numerosos trabajos científicos y de divulgación sobre materia arqueológica, y, sobre todo, evolución humana. Actualmente última su tesis doctoral sobre la importancia de la innovación en el desarrollo del género *Homo* en el Departamento de Ciencias Históricas de la Universidad de Cantabria bajo la dirección conjunta de los doctores Jesús González Urquijo y Manuel Domínguez Rodrigo.

CONTENIDO Y OBJETIVOS DEL CURSO

La **Sociedad Española de Biología Evolutiva, SESBE** tiene entre sus objetivos el de difundir y promover el estudio de la evolución biológica en todos sus aspectos, científico, tecnológico y aplicado, y divulgativo. Como parte de estos objetivos la SESBE se ha propuesto realizar anualmente un curso monográfico de Evolución sobre un área concreta de investigación. Este año comenzamos con el **PRIMER CURSO NACIONAL DE EVOLUCIÓN** cuyo tema monográfico es “**La Selección Sexual**”.

El curso será impartido por expertos en el área de investigación propuesta y servirá para poner al día los conocimientos acumulados en los últimos años sobre selección sexual.

El curso está dirigido principalmente a postgraduados y alumnos de últimos cursos de carrera pero está abierto a la participación de cualquier persona con interés por la investigación en evolución.

El curso se ofrece asociado al **III Congreso Nacional de la SESBE** que se celebra entre los días 21-25 de noviembre de 2011 en Salón de Actos del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, situado en la C. Serrano nº 117 Madrid. Los asistentes al Congreso pueden beneficiarse de una cuota a precio reducido.



PROGRAMA DEL CURSO

Día 28 de noviembre de 2011 (Mañana)

1. La Selección Sexual como Motor del Cambio Evolutivo.

Dr. Juan Moreno, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

2. Fenotipo Extendido en Aves.

Dr. Juan José Soler, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC.

3. Señales de Estatus Social en Aves.

Dr. Juan Carlos Senar, Museo de Zoología de Barcelona.

Día 28 de noviembre de 2011 (Tarde)

4. Evolución del Sexo y Cuidado Parental.

Dr. Juan Carranza, Universidad de Córdoba.

5. Competencia Espermática en Mamíferos.

Dra. Montserrat Gomendio, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

6. Selección Sexual en Insectos.

Dr. Adolfo Cordero, Universidad de Vigo.

Día 29 de noviembre de 2011 (Mañana)

7. Ethics and Experimental Designs in Sexual Selection.

Dr. Anders P. Møller, CNRS-Université Paris-Sud XI-AgroParisTech.

8. Selección Sexual en Humanos.

Dr. Manuel Soler, Universidad de Granada.

9. Selección Sexual y Parásitos.

Dr. Santiago Merino, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

Día 29 de noviembre de 2011 (Tarde)

10. Señales Acústicas en Anfibios.

Dr. Rafael Márquez, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

11. Selección Sexual y Señales Químicas en Reptiles.

Dra. Pilar López, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

12. Dimorfismo Sexual en Aves.

Dr. Jordi Figuerola, Estación Biológica de Doñana, CSIC.



NORMAS DE PUBLICACION

eVOLUCIÓN es la revista electrónica de la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)** que publica artículos y notas sobre cualquier aspecto de la biología evolutiva, así como artículos de divulgación o revisión invitados, artículos de opinión, entrevistas a personalidades relevantes de la Biología Evolutiva, noticias (congresos, cursos, etc.), críticas de libros, apuntes de cómo se ve la evolución fuera del ámbito científico, etc. No se considerarán para su publicación trabajos científicos con datos originales.

La revista publica como *Artículos* textos originales de hasta 20 páginas impresas (aunque podrán considerarse trabajos más extensos) que traten sobre temas actuales relacionados con la evolución. El estilo debe de ser claro y conciso y la presentación atractiva incluyendo tablas, figuras e ilustraciones abundantes. También tienen cabida textos de menor extensión (tres páginas), en los que se informe brevemente de una investigación original, de alguna técnica nueva o de algún descubrimiento interesante en cualquier rama de la Biología Evolutiva. Finalmente, la sección de *La Opinión del Evolucionista* publica textos cuyo principal objetivo es facilitar la discusión y crítica constructiva sobre artículos científicos, libros o temas importantes y de actualidad, así como estimular la presentación de ideas nuevas.

Los originales recibidos serán sometidos a revisión con la participación de al menos dos revisores externos especializados cuya misión será la de sugerir propuestas encaminadas a mejorar el trabajo, tanto en el fondo como en la forma. Los textos deberán ser originales. Sus autores se comprometen a no someterlos a publicación en otro lugar, adquiriendo la SESBE, como editora de los mismos, todos los derechos de publicación sobre ellos.

Los **trabajos** deberán ir escritos en castellano, o excepcionalmente en inglés, a doble espacio, con márgenes de 3 cm. y deberán incluir en este orden: Página de título (que incluya el título, los nombres completos de los autores y la dirección de cada uno de ellos), Resumen con Palabras Clave (incluyendo una versión en inglés), Texto, Agradecimientos y Referencias bibliográficas. Las Tablas, Figuras, Apéndices y Pies de Figuras irán, en su caso, al final en hojas separadas. No se aceptarán notas a pie de página. Todas las páginas deberán ir numeradas (esquina superior derecha).

En el texto las referencias se ordenaran por orden cronológico: Darwin *et al.* (1856), Darwin y Lamarck (1857) o al final de la frase (Darwin *et al.* 1856; Darwin y Lamarck 1857).

La **lista de referencias** bibliográficas se encabezará con el epígrafe "Referencias". Los trabajos se ordenarán alfabéticamente y para cada autor en orden cronológico (el más reciente el último). Los nombres de las revistas irán en cursiva y se abreviarán. Se incluyen a continuación algunos ejemplos.

- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.
García-Dorado, A., López-Fanjul, C. y Caballero, A. 1999. Properties of spontaneous mutation affecting quantitative traits. *Genet. Res.* 74: 341-350.
Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. y Napier, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai gorge. *Nature* 209: 1279-1281.
Hamilton, W.D., Axelrod, R. y Tanese, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 3566-3573.
Moreno, J. 1990. Historia de las teorías evolutivas. Pp. 27-43. En: Soler, M. (ed.), *Evolución. La Base de la Biología*. Proyecto Sur, Granada.
Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* John Murray, London.

Las **figuras y tablas** deberán ir acompañadas, en hoja aparte, por los pies correspondientes. Se aconseja incluir también **fotografías** en blanco y negro o color de buena calidad, en cuyo caso se indicarán los autores de las mismas. Las fotografías se enviarán como archivos de imagen independientes, en formato TIFF, JPG o BMP con una resolución mínima de 300 pp.

Al final del texto se incluirá un breve apartado sobre **Información de los autores**.- un párrafo de unas 100 palabras (150 para 2 o más autores) describiendo brevemente los detalles e intereses científicos de los autores. Este texto no sustituye a los agradecimientos, sino que pretende ofrecer información adicional a los lectores sobre la actividad y objetivos de los responsables del trabajo.

Una copia del manuscrito en soporte informático (preferentemente archivos de Word para Windows), deberá remitirse a los editores por correo electrónico:

José Martín Rueda y Pilar López Martínez

e-mail: jose.martin@mncn.csic.es

pilar.lopez@mncn.csic.es

EVOLUCIÓN

© 2011



ISSN 1989-046X